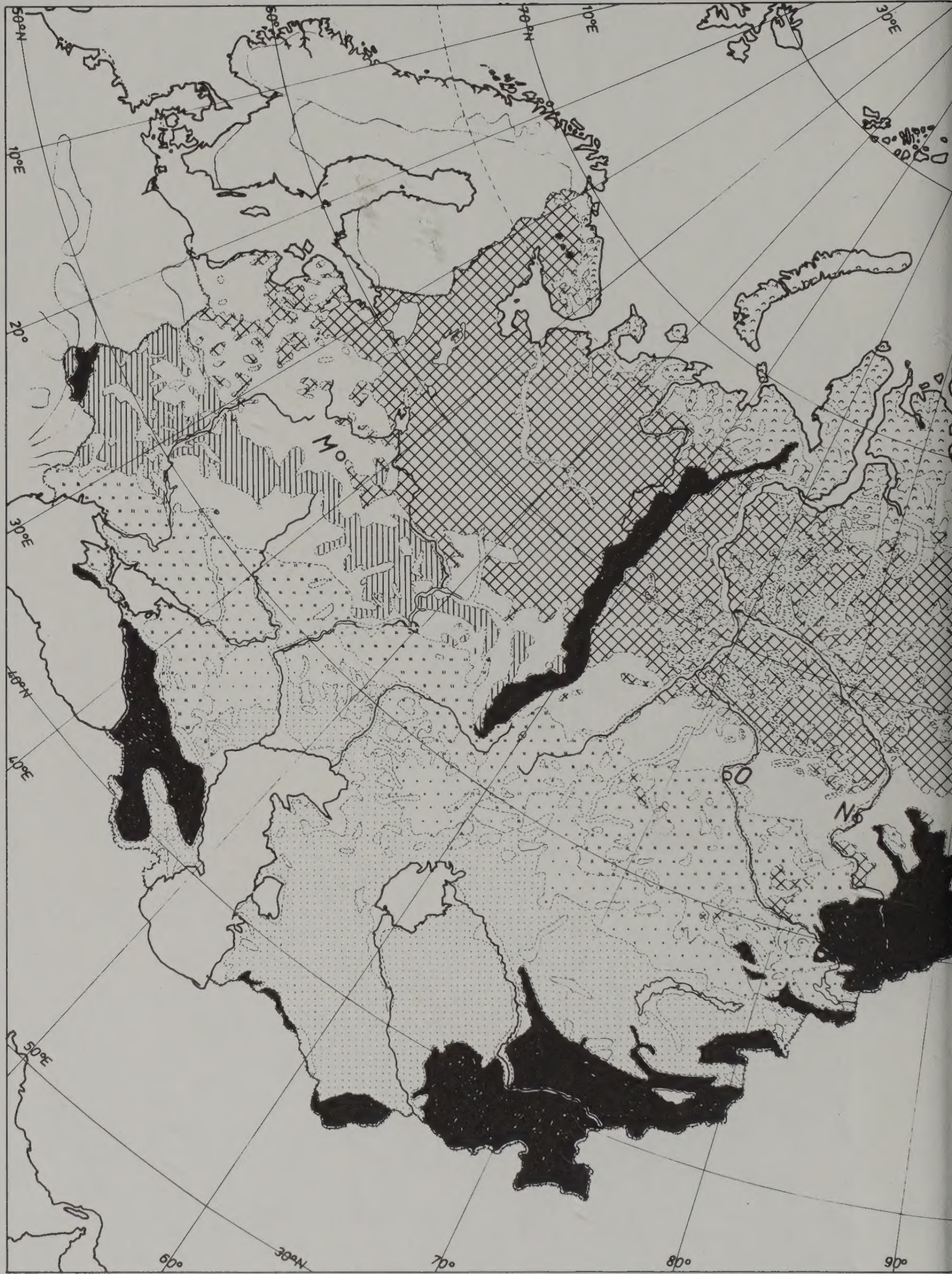
Heinrich Walter
Siegmar-W. Breckle

Ökologie der Erde
Band 3
Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens

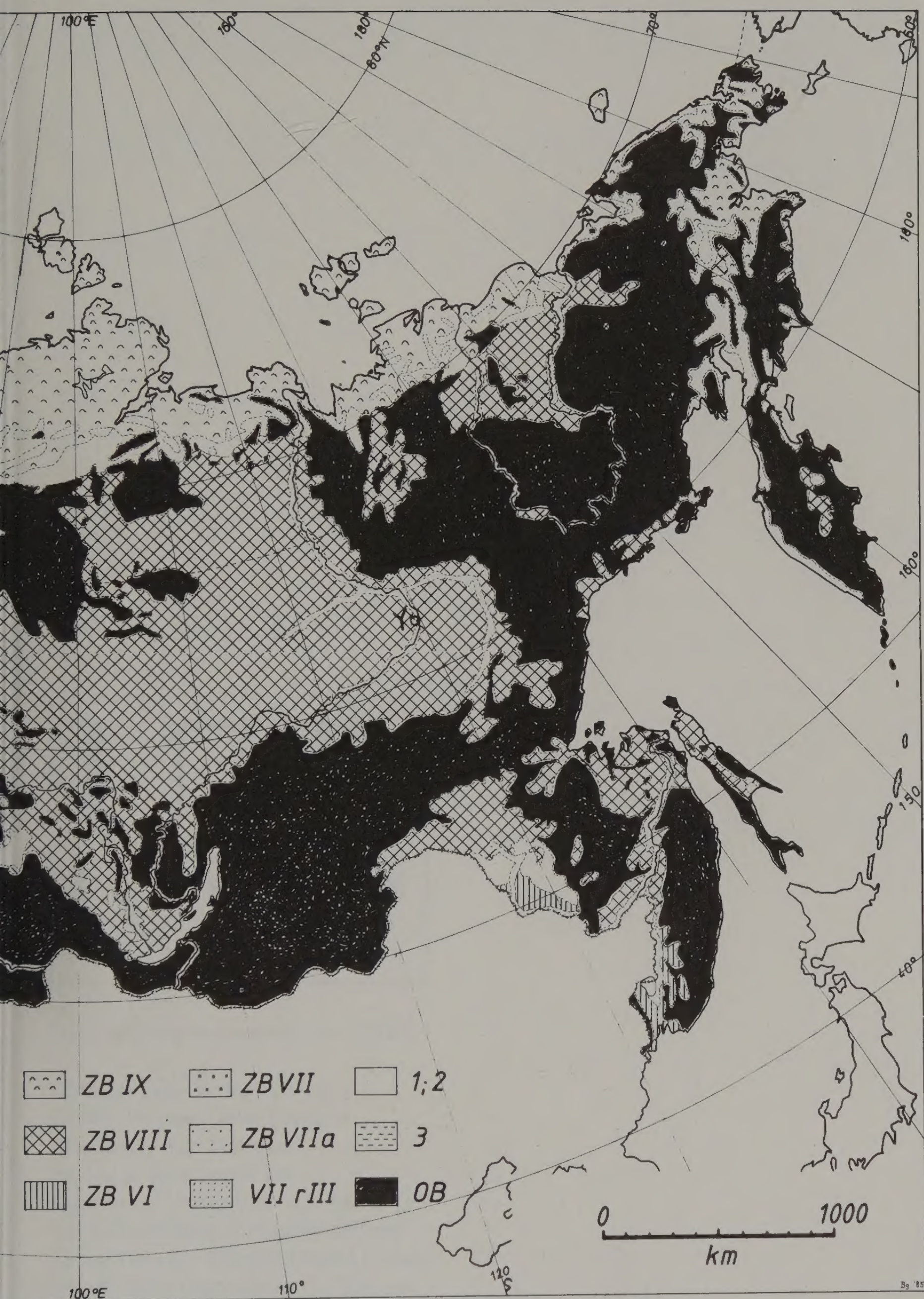
UTB
GROSSE
REIHE

Gustav
Fischer



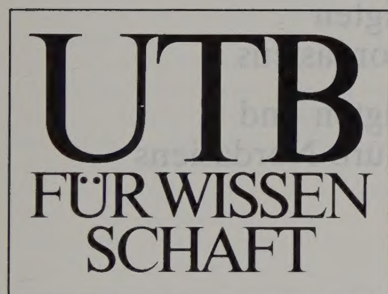
Ökologische Gliederung der USSR (vereinfachte Wiedergabe einer farbigen Vegetationskarte (1 : 17 Millionen) mit über 60 Signaturen, in Russisch) gezeichnet von A. Benzing.

M = Moskva (Moskau)
O = Omsk (am Irtysh)
N = Novosibirsk (am Ob)
K = Kranoyarsk (am Yenisey)
Y = Yakutsk (an der Lena)



1 = Zono-Ökotone
2 = Arktische Wüsten
3 = Große Moorgebiete in Westsibirien

ZB = Zonobiome
OB = Orobiome (Gebirge)
Maßstab 1 : 32 Millionen



Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Wilhelm Fink Verlag München
Gustav Fischer Verlag Stuttgart
Francke Verlag Tübingen
Harper & Row New York
Paul Haupt Verlag Bern und Stuttgart
Dr. Alfred Hüthig Verlag Heidelberg
Leske Verlag + Budrich GmbH Opladen
J. C. B. Mohr (Paul Siebeck) Tübingen
R. v. Decker & C. F. Müller Verlagsgesellschaft m. b. H. Heidelberg
Quelle & Meyer, Heidelberg · Wiesbaden
Ernst Reinhardt Verlag München und Basel
K. G. Saur München · New York · London · Paris
F. K. Schattauer Verlag Stuttgart · New York
Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich
Eugen Ulmer Verlag Stuttgart
Vandenhoeck & Ruprecht in Göttingen und Zürich

Ökologie der Erde

Geo-Biosphäre

Heinrich Walter · Siegmar-W. Breckle

Band 1: Ökologische Grundlagen in globaler Sicht

Band 2: Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen

Band 3: Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens

Band 4: Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen außerhalb Euro-Nordasiens

Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens

Zonobiom VI–IX

Heinrich Walter · Siegmar-W. Breckle

401 Abbildungen und 125 Tabellen

Gustav Fischer Verlag · Stuttgart

Anschrift der Verfasser

Prof. Dr. Heinrich Walter
Universität Hohenheim
Postfach 700562
D-7000 Stuttgart 70

Prof. Dr. Siegmar-W. Breckle
Universität Bielefeld
Postfach 8640
D-4800 Bielefeld 1

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Walter, Heinrich:
Ökologie der Erde : Geo-Biosphäre
Heinrich Walter ; Siegmar-W. Breckle. –
Stuttgart : Fischer
(UTB für Wissenschaft : Grosse Reihe)
NE: Breckle, Siegmar-Walter:
Bd. 3. Walter, Heinrich: Spezielle Ökologie der
gemässigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens. –
1986
Walter, Heinrich:
Spezielle Ökologie der gemässigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens :
Zonobiom VI – IX /
Heinrich Walter ; Siegmar-W. Breckle. –
Stuttgart : Fischer, 1986.
(Ökologie der Erde / Heinrich Walter ; Siegmar-W. Breckle ; Bd. 3)
(UTB für Wissenschaft : Grosse Reihe)
ISBN 3-437-20310-X
NE: Breckle, Siegmar-Walter:

Einbandgestaltung: Alfred Krugmann, Stuttgart
Gesamtherstellung: Friedrich Pustet, Graphischer Großbetrieb, Regensburg
Printed in Germany

ISBN 3-437-20310-X

Vorwort

Im Band 3 der «Ökologie der Erde (Geo-Biosphäre)» sollten ursprünglich die gesamten gemäßigten und arktischen Zonen, also die Zonobiome IV–IX behandelt werden. Doch mehr als die Hälfte ihrer Fläche entfällt auf den sehr einheitlichen Raum von Osteuropa und Nordasien, der mit Zentralasien etwa ⅕ der gesamten Landoberfläche der Erde umfaßt. *Dieser riesige Raum ist für die meisten Ökologen im Westen ein ökologisch «Weißer Fleck»,* obgleich gerade dort schon Ende des vorigen Jahrhunderts die Wiege der zonalen Bodentypenkunde und der zonalen Vegetationskunde stand. Die erstere wurde durch die Übersetzung von GLINKA (1914) bekannt, die letztere dagegen nicht.

Die zonale ökologische Gliederung der Vegetation wurde schon von dem Geographen TANFILIYEV in seinen Arbeiten 1894–99 angeregt und von BERG fortgeführt. Von den älteren Forschern auf vegetationskundlichem Gebiet Osteuropas seien nur einige genannt (in Klammer die Zeitspanne ihrer Veröffentlichungen): V. B. SUKACHEV (1903–1968), V. I. TALIYEV (1904–1913), V. V. ALEKHIN (1916–1936), N. I. KUZNETZOV (1909–1960), I. G. N. VYSOTZKI (1905–1923), I. I. SPRYGIN (1912–1936), A. P. SHENNIKOV (1913–1934), A. P. ILYINSKI (1915–1939), B. A. KELLER (1916–1940), I. K. PACZOSKI (1917–1927), L. G. RAMENSKI (1918–1938), F. V. SAMBUK (1917–1934), V. B. SOCHAVA (1927–1956), M. S. SHALYT (1929–1939); Zitate der einzelnen Arbeiten findet man in der «Vegetation des europäischen Teiles der USSR» (in russ.) 1980 (Hrsg.: GRIBOVA, ISACHENKO und LAVRENKO).

Es war kein Zufall, daß diese ökologische Richtung der Vegetationskunde sich gerade in Osteuropa entwickelte. Denn nirgends in Europa war am Ende des vorigen Jahrhunderts die natürliche, also vom Menschen unbeeinflußte Natur noch auf so großen Flächen erhalten geblieben wie in Osteuropa, und nirgends auf der Welt tritt die klimatische Gliederung der Böden und der Vegetation so klar hervor, wie in der weiten Ebene vom Schwarzen Meer bis zum Nördlichen Eismeer, also vom 45° nördliche Breite bis über den 70° hinaus.

Von dieser zonalen Gliederung als Grundlage ausgehend wurde im Laufe des letzten Jahrhunderts von einer Stelle aus – der Geobotanischen Abteilung der Akademie der Wissenschaften in Leningrad mit einem Stab von über 100 Wissenschaftlern (vgl. Bd. 1, p. 127) – planmäßig zuerst der europäische und dann der asiatische Teil ökologisch erforscht und der gesamte Raum, sowie einzelne Teilgebiete sehr genau kartographisch erfaßt.

Die einschlägige russische Literatur, die einen Umfang von etwa 50 000 Seiten umfaßt, wurde im Laufe der Jahre von der genannten Stelle, aber auch von der Universität Moskau und vielen anderen dem Erstautor zugeschickt.

Daraus ergab sich die Möglichkeit die westlichen Ökologen mit den wichtigsten Ergebnissen der im Osten geleisteten ökologischen Forschung bekannt zu machen.

In Anbetracht des hohen Alters des Erstautors erschien es deshalb ratsam, in Band 3 zunächst nur den Raum vom Atlantik bis zur Beringstraße und vom Nordrand der Alpen und des Himalaya bis zum Nördlichen Eismeer zu behandeln und dabei vor allem die russische ökologische Literatur sehr eingehend in diesem Band auszuwerten. Denn unter den westlichen Ökologen beherrscht wohl sonst niemand die russische Sprache wie die eigene Muttersprache, was für ein solches Vorhaben notwendig ist. Zum Glück reichten die Kräfte aus, um im 88. Lebensjahr die gestellte Aufgabe abzuschließen. Der restliche Teil der gemäßigten und arktischen Zonen wird dann für den Band 4 vor allem vom Zweitautor bearbeitet werden.

Eine Schwierigkeit bereitet in Band 3 die Transkription der russischen Namen. Die russischen Autoren benutzen in ihren anderssprachigen Zusammenfassungen die englische Transkription. Deswegen werden wir sowohl für die Autorennamen als auch für die geographischen Namen ebenfalls die englische Transkription verwenden, umsomehr als dieses Werk ins Englische übersetzt werden soll. Es bedeuten somit: v = w, sh = sch, kh = ch, ch = tsch, shch (russ. Buchstabe) = schtsch, z = s (weich), s = s (hart), zh = J (wie in Journal), ya = ja, yu = ju, ye = je, yo = jo, y nach einem Vokal = j (z. B. Yenisey = Jenissej), y nach einem Konsonanten = i tief im Rachen (ein aus dem Türkischen stammender Vokal); ein ' nach einem

Konsonanten ist ein Weichheitszeichen (also Ol'ga ein weiches l, dagegen Oleg ein hartes l). Auch für die Bezeichnung der Bodenprofile wird diese Transkription verwendet, somit Chernozem = Tschernosem (richtiger wäre Chernozyom = Tschernosjom, aber die Schreibweise «zem = sem» ist bereits gebräuchlicher), Solonchak = Ssolontschak, Solonetz = Ssolonez, Podzol = Podsol. Bei den Klimadiagrammen ist die deutsche Transkription meist belassen worden.

Noch schwieriger ist die Transkription der chinesischen Namen, auch für diese wird die englische Transkription verwendet. Besonders unangenehm ist es, wenn die geographischen Namen immer wieder geändert werden, vor allem nach jedem politischen Umsturz (z. B. Saigon = Ho Chi Minh-Stadt, etc.). Oft ist der neueste Name den meisten unbekannt. Uns geht es darum geographisch eindeutig identifizierbare Bezeichnungen zu verwenden.

Zusammenfassend wurden bereits 1) die «Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens» (WALTER 1974, 452 pp.) in deutscher Sprache und 2) die «Ökologie der Halbwüsten und Wüsten Euro-Nordasiens» (von E. Box ins Englische übersetzt) behandelt (WALTER and Box 1983, 267 pp.). Wer sich für genauere Einzelheiten interessiert, sei auf diese Veröffentlichungen verwiesen.

Wir betonen nochmals, daß die UTB-Große Reihe insbesondere für Studierende bestimmt ist, also preiswert sein muß. Dies bedingt eine bescheidene Ausstattung. Der Preis von Band 2 deckt kaum die Papier- und Druckkosten; er wurde nur durch einen größeren privaten Druckkostenzuschuß ermöglicht. Dies gilt auch für Band 3.

Der Zweck ist in einer Zeit der Umweltzerstörung die Kenntnis der globalen natürlichen ökologischen Grundlagen zu fördern, um für die Nachwelt zu retten, was noch zu retten ist. Manches ist leider nur noch eine Darstellung der gewesenen ursprünglichen Natur und Vielfalt.

Wir begrüßen es besonders, daß Frau Dr. M. Rahmann als Zoologin den Versuch unternommen hat, in diesem Band das komplizierte «Nahrungskettennetz» am Beispiel des mitteleuropäischen Laubwalds darzustellen (vgl. pp. 33–63).

Sehr wertvoll war für uns auch die Mitarbeit von Dr. A. Benzing, der als Geograph und Kartograph die sehr detaillierten farbigen russischen Vegetationskarten in vereinfachter Form als Schwarz-Weiß-Karten umzeichnete. Sie sind in der Legende jeweils gekennzeichnet.

Wir erhielten zahlreiche neue Fotoaufnahmen von Landschaften schwer zugänglicher Gebiete im Osten. Wir sind den Absendern, deren Namen jeweils vermerkt wurden, sehr verbunden.

Unser besonderer Dank gilt wiederum dem Gustav Fischer Verlag und Herrn B. Gaebler in Stuttgart für das stete Entgegenkommen auch in technischer Hinsicht. Bei Korrekturarbeiten waren die Studenten Frau Bertels, Frau Brand, Frau Noack, Frau Röder, Frau Ruhland und Herr Wiehe und andere eine gute Hilfe. Bei der Erstellung des Sachverzeichnisses und anderen technischen Arbeiten halfen Frau Meier, Margit und Rolf Breckle. Bei Schreibarbeiten waren Frau Ruschhaupt, darüberhinaus beim Korrekturlesen, wie immer unsere Frauen, Dr. Erna Walter und Uta Breckle sehr behilflich. Ihnen allen sei sehr gedankt.

Juni 1986

Professor Dr. Heinrich Walter
Universität Hohenheim
D-7000 Stuttgart 70

Professor Dr. Siegmar-W. Breckle
Fakultät Biologie der Universität
D-4800 Bielefeld 1

Inhalt

Teil 1: Zonobiom VI: Temperierte nemorale Zone Europas

1.0 Einleitung

Der im vorliegenden Band zu behandelnde Raum mit den Zonobiomen VI–IX Euro-Nordasiens erstreckt sich von Irland bis zur Beringstraße über 200 Längengrade. Die Südgrenze verläuft von Irland über Nordfrankreich zu den Nordalpen und Nord- sowie Ostkarpaten bis zur Donaumündung, von dieser zum Nordrand des Kaukasus und den Nordrand des Kopet Dag, weiter zum Hindukusch und dann am Himalaya entlang sowie von dessen Ostende nach NE über das Große Hingang-Gebirge zum Ochotskischen Meer. Von den Florengebieten auf Abb. 1.0.1 werden somit die Bereiche 1, 2, 3, 4, 8, 9, 10 und 12 (mit dem freigelassenen Raum bis 14) und 13 behandelt. Das floristisch verschiedene, temperierte Ostasien (14) wird erst im Band 4 besprochen, Ebenso wie die mediterran beeinflußten Gebiete (5, 6, 7 und 11) in Eurasien. Der miteingeschlossene Teil Westeuropas (4) und die westliche Hälfte von (3) unterscheiden sich sehr stark vom übrigen Raum in verschiedener Hinsicht. Er war während der beiden letzten Eiszeiten fast völlig vom Eis bedeckt und wurde erst in der Postglazialzeit durch die aus den Refugien vor allem aus dem Osten und Südosten einwandernde Flora besiedelt. Außerdem breitete sich in diesem Gebiet der Mensch frühzeitig aus und die Besiedlungsdichte nahm

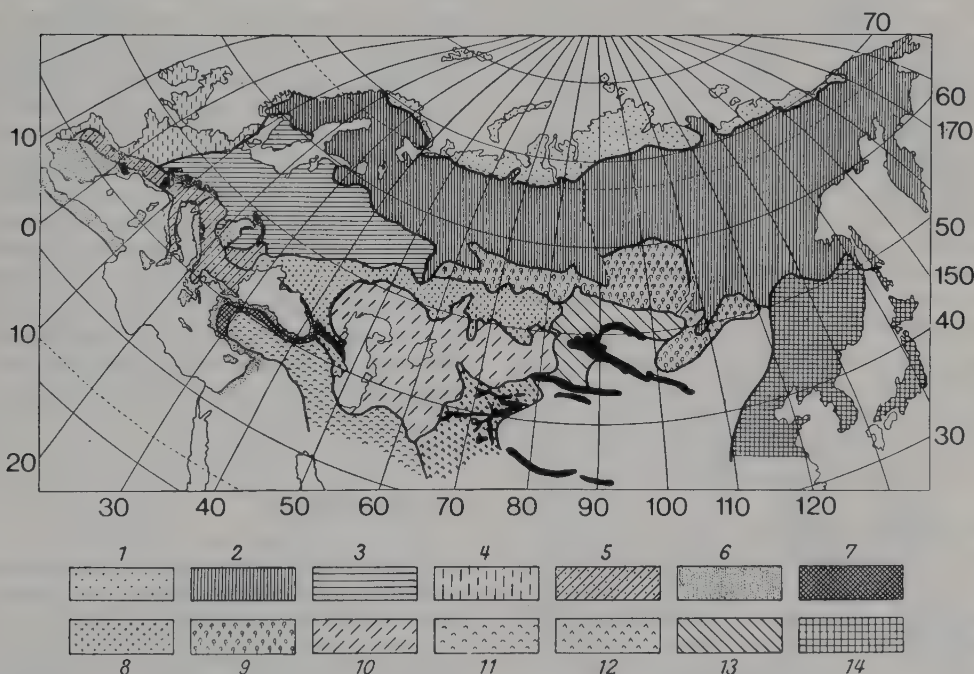


Abb. 1.0.1: Florengebiete des Euro-Nordasiatischen Raumes (nach Kleopov, etwas verändert): 1 arktisches, 2 boreales, 3 mitteleuropäisches (im weiteren Sinne) 4 atlantisches, 5 submediterranes, 6 mediterranes, 7 euxinisches (gehört zum submediterranen), 8 pontisches, 9 südsibirisches, 10 turanisches (aralo-kaspisches), 11 iranisches, 12 zentralasiatisches, 13 nordmongolisches, 14 ostasiatisches. Hochgebirge schwarz (aus Walter 1954.)

insbesondere in den letzten Jahrhunderten so stark zu, daß eine reine Kulturlandschaft entstand. Diese Entwicklung wurde begünstigt einerseits durch das vom Golfstrom beeinflußte Klima mit sehr milden Wintern und andererseits im Küstengebiet durch die Möglichkeit der Nahrungsgewinnung aus dem Meere und den günstigen Verbindungen auf dem Wasser. Auch die ganze geschichtliche Zeit verlief in West- und Osteuropa verschieden. Dem Mittelalter im Westen entspricht das Tatarenjoch im Osten, der Orientierung nach Rom im Westen die Orientierung des Ostens nach Byzanz, der politischen Zersplitterung im Westen der Einheitsstaat im Osten, der industriellen Entwicklung im 19. Jahrhundert im Westen die noch im 19. Jahrhundert überwiegend ländliche im Osten.



Abb. 1.0.2: Karte der Frostdauer in Mitteleuropa in Monaten: Zone I unter 1 Monat, Zone II 1–2 Monate, Zone III 2–3 Monate, Zone IV über 3 Monate (nach DRUDE, aus WALTER 1927).



Abb. 1.0.3: Verbreitung atlantischer Ericaceen: Areal von *Erica tetralix* IIIII●, von *Erica cinerea* ——▲ und von *Daboecia cantabrica* ---- (aus WALTER-STRAKA 1970).

Dementsprechend wurde die natürliche Vegetation in Westeuropa frühzeitig zerstört, während sie in Osteuropa noch zu Beginn unseres Jahrhunderts auf großen Flächen erhalten blieb.

Die floristischen Verhältnisse werden in diesem einheitlichen Raum durch klimatische Unterschiede bedingt. Abb. 1.0.1 zeigt die Florenelemente nach KLEOPOV (1941), der den ganzen nordasiatischen Raum miteinbezieht. Wir erkennen, daß die Grenze des atlantischen Florengebiets (4) mit dem milden ozeanischen Klima im Gegensatz zu den anderen Grenzen von Nord nach Süd verläuft. Auch im westlichen Teil des mitteleuropäischen Florengebiets (3) im engeren Sinn nimmt die Frostdauer zwar von W nach E zu (Abb. 1.0.2), aber die Winter sind immer noch so mild, daß die Flüsse nur in ausnahmsweise kalten Wintern (wie z. B. 1928/29) zufrieren, also ein Eisgang nur sehr selten zu beobachten ist und das Hochwasser oft erst im Sommer eintritt, wenn die Schneedecke im Gebirge schmilzt. Die Grenze zu dem schon deutlich kontinentalen Klima verläuft unter dem Einfluß der Ostsee erst zwischen 23° und 27° östlicher Länge.

Die allmählich abnehmende Ozeanität des Klimas und damit zunehmende Winterkälte wird durch die östlichen Verbreitungsgrenzen folgender Ericaceen-Arten angezeigt: *Daboecia cantabrica* (nur in W-Irland und NW-Iberien vorkommend), *Erica cinerea* (etwas weniger extrem atlantisches Element), *Erica tetralix* (noch an der Südküste der Ostsee wachsend (Abb. 1.0.3). Subatlantische Elemente sind der Besenginster *(Cytisus scoparius)*, das Geißblatt *Lonicera periclymenum* u. a., deren Ostgrenze schon durch Mitteleuropa verläuft. Sie leiten zu den mitteleuropäischen Arten im engeren Sinn, wie Buche *(Fagus sylvatica)* oder Efeu *(Hedera helix)*, über.

1.1 Das Klima

Das Gebiet des ZB VI zwischen N-Frankreich (im Süden) und S-Skandinavien (im Norden) sowie Irland (im Westen) und dem Weichselgebiet mit dem Streifen, der sich durch Osteuropa bis zum Ural hinzieht, im Osten (vgl. Weltkarte), weist nicht nur ein Klimagefälle von Norden nach Süden auf, sondern ein viel stärkeres von Westen nach Osten. Durch die Einwirkung des warmen Golfstromes, der sich im Norden der europäischen Küste nähert, kommt namentlich

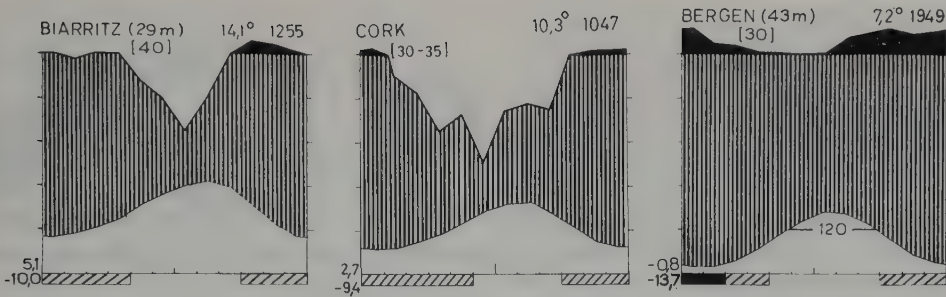


Abb. 1.1.1–1.1.3: Klimadiagramme von extrem ozeanischen Stationen an der Atlantikküste zwischen 43° und 60° N: 1 Biarritz (submediterran), 2 Cork (auf Irland) und 3 Bergen (bereits nordisch mit kalter Jahreszeit, aber sehr regenreich).

auf Irland und in N-Schottland ein Klima zustande, das in Europa einzigartig ist: Die Winter sind einerseits so mild (mittleres Tagesminimum des kältesten Monats von Corc auf Irland + 2,7 °C und von Edinburgh in Schottland + 1,6 °C), daß selbst immergrüne mediterrane Gewächse durchhalten (*Arbutus unedo, Erica arborea,* angepflanzt auch Pinien), die Sommer andererseits jedoch so kühl (Julimitte um kaum 10 °C höher als das Januarmittel), daß arktische Arten vorkommen (p. 12/13) und das Getreide meist nicht ausreift. Es handelt sich somit um einen Sonderfall eines extrem ozeanischen Klimas, das jedoch der natürlichen Vegetation nach (winterkahler Laubwald) zum ZB VI gehört. In abgeschwächter Form macht sich die Wirkung des Golfstromes auch noch weiter östlich bemerkbar, doch die Spanne zwischen dem Sommermaximum und Winterminimum wird größer, wobei die Sommertemperaturen langsamer ansteigen als die Wintertemperaturen abfallen, so daß die Jahresmittel der Temperatur ständig abnehmen.

Je weiter östlich die Stationen liegen, umso stärker sind die Jahresschwankungen der Temperatur, wie Tab. 1.1 zeigt, und umso länger ist die Frostdauer (Abb. 1.0.2):

Tab. 1.1: Klimawerte osteuropäischer Stationen

	Jahresmittel	Abs. Minimum	Jahresniederschläge
Warschau	7,6° C	−30,1° C	545 mm
Vasilivichi (westl. Osteuropa)	6,2° C	−35,0° C	606 mm
Tula (mittl. Osteuropa)	4,3° C	−38,4° C	432 mm

Auf Grund der Klimadiagramme läßt sich das Zonobiom VI in Europa in drei Subzonobiome unterteilen, deren Grenzen von Norden nach Süden verlaufen:

1. Subzonobiom VI (oc) des ozeanisch getönten Klimas mit sehr milden, oft fast frostfreien Wintern und sehr kühlen, regnerischen Sommern. Es umfaßt Irland und die Britischen Inseln, die Küsten des atlantischen Ozeans, des Kanals und der Nordsee, sowie die norwegische Küste, soweit man sie noch zum ZB VI rechnen kann (Abb. 1.1.1–1.1.3).

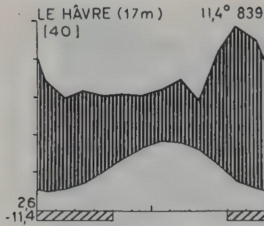
2. Subzonobiom VI (eumi) des eigentlichen schwach ozeanischen bis leicht kontinentalen mitteleuropäischen Klimas mit einer deutlichen kalten Jahreszeit, aber nicht sehr tiefen mittleren Temperaturminima. Die Ostgrenze verläuft zwischen 23 ° und 27 ° E. Dieses Zonobiom entspricht der mitteleuropäischen Laubwaldzone im engeren Sinne.

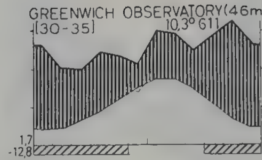
3. Subzonobiom VI (miru) mit deutlich kontinentalem Klima, d. h. schon etwas längeren kalten Wintern und Jahresminima von − 30 ° bis − 40 °C und bereits heißeren Sommern und geringeren Niederschlägen. Es umfaßt den osteuropäischen, also mittelrussischen Teil der Laubwaldzone.

Die folgenden Klimadiagramme zeigen die Variation des Klimas in West- und Mitteleuropa (Abb. 1.1.4–1.1.12).

Wir werden die Vegetation des Subzonobioms VI (oc) zuerst gesondert behandeln, denn es handelt sich um ein sekundär fast waldloses Gebiet mit einer Heide- und Moorvegetation, die lange Zeit als natürlich betrachtet wurde.

In der Mittelgebirgslandschaft des Subzonobioms VI (eumi) machen sich kleinklimatische Unterschiede bemerkbar, bedingt durch die Ex-





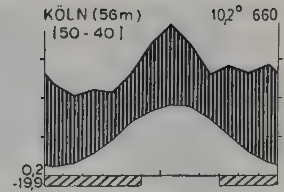
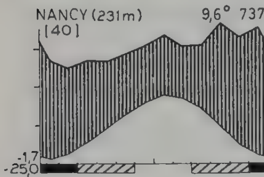
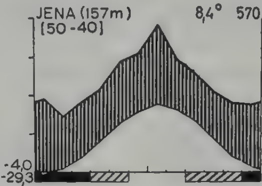


Abb. 1.1.4–1.1.6: Klimadiagramme aus dem ozeanisch-mitteleuropäischen Subzonobiom ohne Kälteperiode aber mit absoluten Minima zwischen −10° und −20°C.





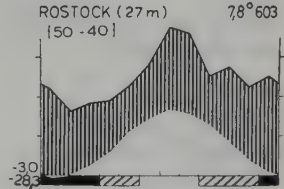
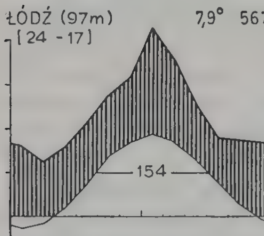
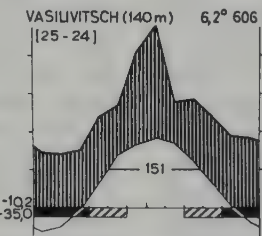


Abb. 1.1.7–1.1.9: Klimadiagramme aus dem typischen mitteleuropäischen Subzonobiom: Nancy (im Süden), Jena (relativ trocken), Rostock (an der Ostseeküste, diesem entspricht das von Lund im Südschwedischen Buchengebiet mit 132 Tagen mit Mitteln über 10°C.





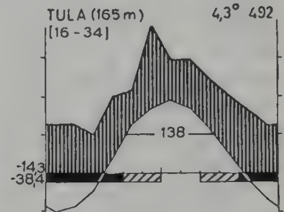


Abb. 1.1.10–1.1.12: Klimadiagramme aus der Übergangszone von Lodz zum osteuropäischen Subzonobiom (Tula), Mittlere Jahrestemperatur nimmt von Westen nach Osten ab.

position und die Höhenlage. Dadurch kommt eine mosaikartige Klimagliederung zustande, die nicht durch die relativ wenigen meteorologischen Stationen, sondern nur durch phänologische Beobachtungen erfaßt werden kann. Abb. 1.1.13 zeigt für ganz Europa den mittleren Beginn der Fliederblüte *(Syringa vulgaris)* an, die im Mittelmeergebiet vor dem 16. April eintritt, im nördlichsten Europa aber erst nach dem 16. Juni. Die Begünstigung des ozeanischen Gebiets ist erkennbar. Die kleinflächige Klimagliederung Mitteleuropas wird durch die auf langjährigen Beobachtungen beruhenden phänologischen Karten des Frühlings-, Sommer-, Hochsommer- und Frühherbsteinzugs wiedergegeben (Abb. 1.1.14–1.1.17).

Der Frühlingseinzug (Abb. 1.1.14) entspricht der Aufblühzeit des Apfels.

Phänologisch ist es jedoch das vieljährige Mittel der Blütezeit folgender Arten:

Rote Johannisbeere, Schlehe, Süßkirsche, Traubenkirsche, Sauerkirsche, Birne, Apfel, Roßkastanie, Flieder, Weißdorn, Goldregen, Eberesche, Quitte, die meist in dieser Reihenfolge aufblühen. Für den Entwurf der Karte wurden die Daten von 1916 mit Hauptstationen und vielen Nebenstationen verwendet (genauere Angaben bei Walter, 1960, S. 103–123).

Interessant ist die phänologische Interzeption, d. h. die Tatsache, daß die Reihenfolge der Blühtermine oder der Belaubung der einzelnen Arten, wie sie als Mittelwert im phänologischen Kalender für Gießen (Hessen) angegeben wird, nicht immer die gleiche ist, je nach dem Witterungscharakter, der bald mehr kontinentalen, bald mehr ozeanischen Charakter trägt. Für das kontinentale Klima in Osteuropa ist es typisch, daß die Kälte länger anhält, das Frühjahr dann aber warm und trocken ist, im maritimen Gebiet Westeuropas steigt die Temperatur im Frühjahr langsamer an

mit Kälterückfällen (Eisheiligen). Im ersten Fall belaubt sich in Mitteleuropa die Eiche vor der Esche, im zweiten umgekehrt. Ob die Bauernregel gilt, daß im ersten Falle ein nasser Sommer folgt, im zweiten ein trockener, bleibt offen.

Bei der Kirsche kann die Blütenentwicklung bei ungünstiger Witterung verzögert werden. Die Bäume sind dann zur Blütezeit bereits grün, was einen geringeren Fruchtansatz zur Folge hat. Solche Interzeptionen lassen sich auch bei Wildpflanzen beobachten. Die mitteleuropäische Reihenfolge gilt nicht für andere Klimagebiete: In Südaustralien (mediterraner Klimacharakter) beobachteten wir in den Anlagen, daß der Wein austrieb und die bei uns sehr späte *Robinia pseudacacia* blühte, während die Pappeln erst die Kätzchen trugen und die Weiden gerade ergrünten, was bei uns 2 Monate früher der Fall ist. In Barcelona blühte die Robinie auch gleichzeitig mit der Roßkastanie, die bei uns einen Monat früher blüht. Der Klimatypus spielt somit eine große Rolle.

Das früheste Datum ist in der Oberrheinischen Tiefebene der 22. April, im Norden in Dänemark einen Monat später. Bei einer Höhenzunahme um 100 m tritt das Frühjahr etwa 3–4 Tage später ein; aber auch Orte in Mulden und Becken sind durch die Bildung von Kaltluftseen besonders benachteiligt. Der Westen ist gegenüber dem Osten nur wenig begünstigt. Im Frühsommer (Abb. 1.1.15) eilt der kontinentalere Osten dem ozeanischen Westen schon leicht voraus, was im Hochsommer, dem Beginn der Roggenernte (Abb. 1.1.16), besonders auffallend ist: Zur ersten Zone (10.–16. Juli) gehört neben der Rheinebene im Osten das ganze Einzugsgebiet der Elbe und Oder. In Wien beginnt die Roggenernte sogar schon am 27. Juni.

Die Karte des Frühherbsteinzuges, dem die Fruchtreife der Roßkastanie entspricht, ist we-

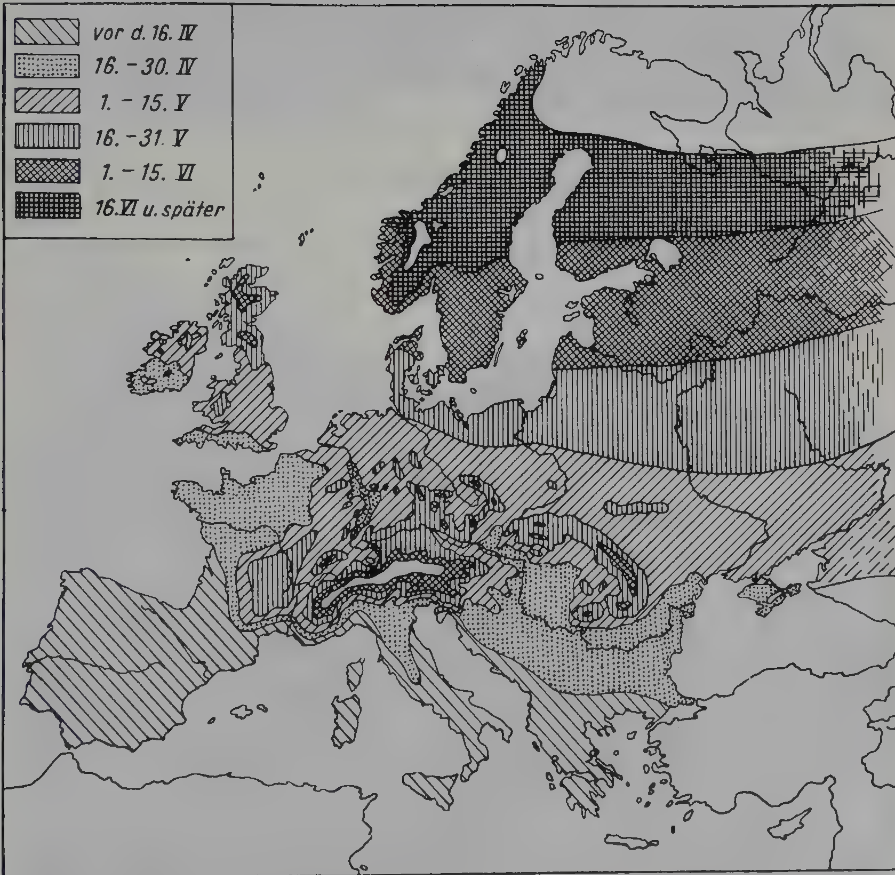


Abb. 1.1.13: Phänologische Karte des Beginns der Fliederblüte (*Syringa vulgaris* in Europa (nach Ihne, aus Walter 1960): Im Mittelmeergebiet vor dem 16. April, in Mitteleuropa meist im Mai (im Westen früher, im Osten später), in Nordeuropa nach dem 16. Juni.

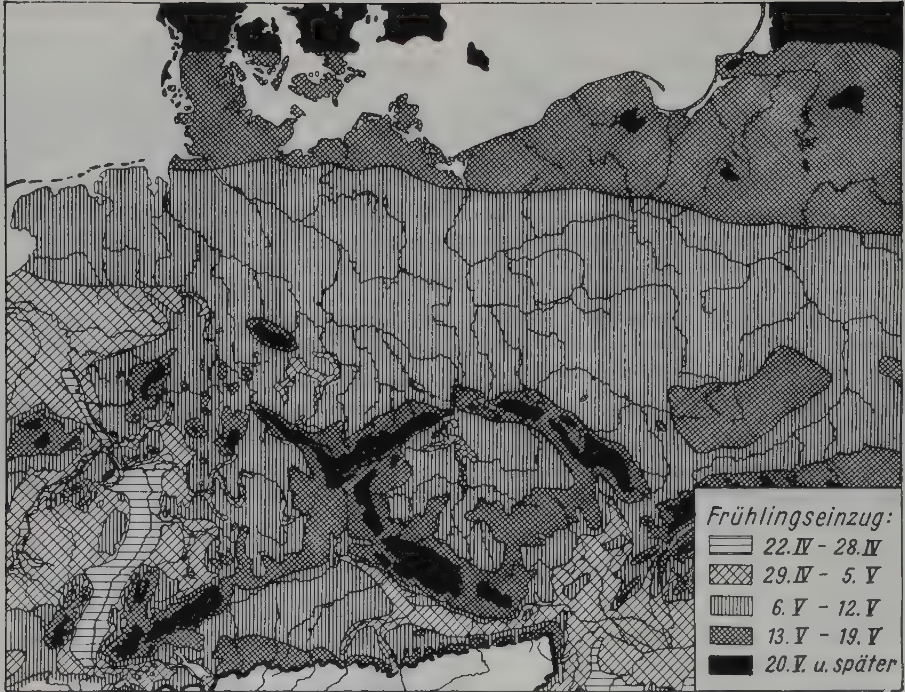


Abb. 1.1.14

Abb. 1.1.14–1.1.17: Phänologische Karte des Einzugs der Jahreszeiten in Mitteleuropa (aus Walter 1960 nach Ihne und Schrepfer). Nähere Erläuterungen im Text.

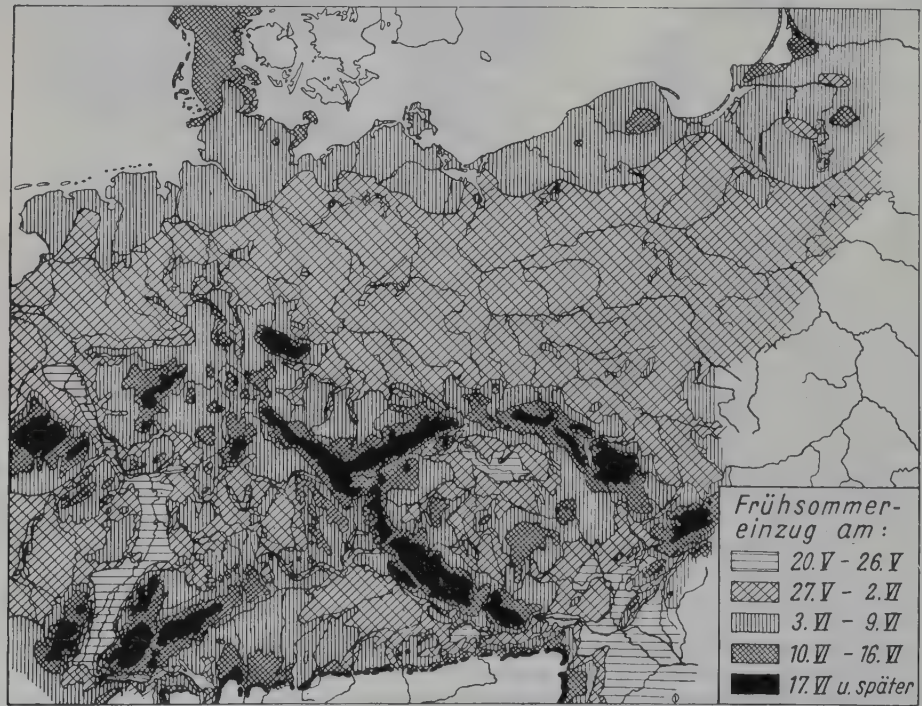


Abb. 1.1.15

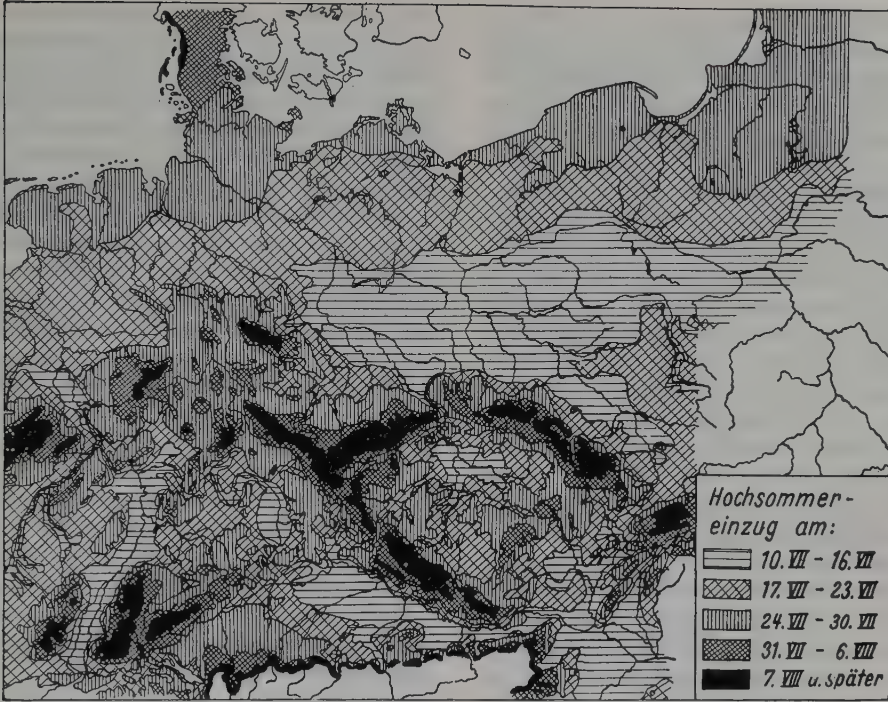


Abb. 1.1.16

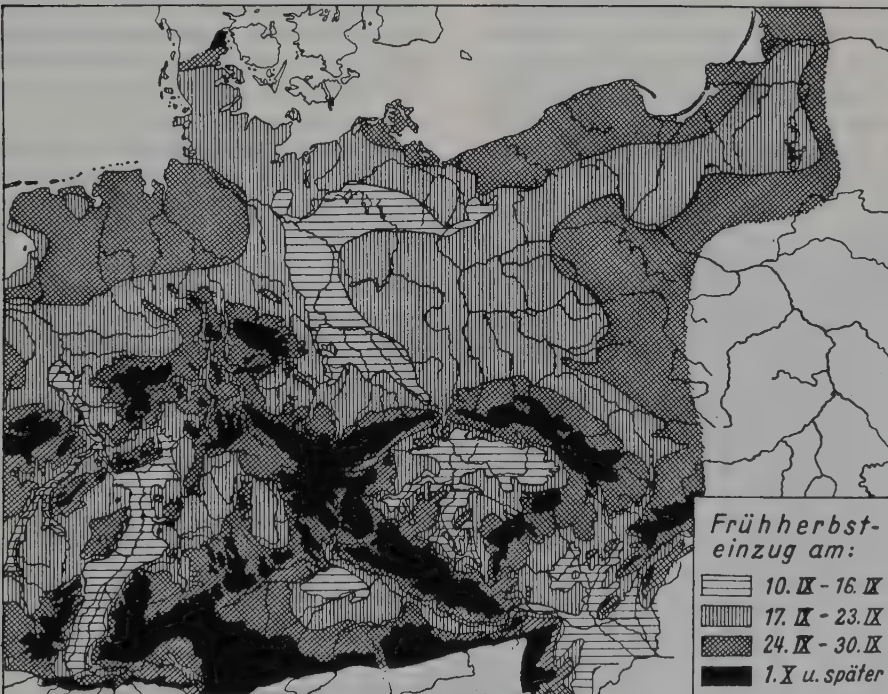


Abb. 1.1.17

niger übersichtlich (vgl. Abb. 1.1.17). Der kurze, heiße Sommer im Osten fördert zwar die Fruchtreife des Getreides, aber auf die sich langsam entwickelnden Baumarten wirkt er sich weniger aus. Eine phänologische Karte des Spätherbstes – der Laubverfärbung einer bestimmten Laubbaumart, z. B. der Buche – erübrigt sich. Denn in Mitteleuropa erfolgt die Laubverfärbung von allen Laubholzarten zwischen dem 10. und 20. Oktober, also fast gleichzeitig. Ein deutlicher Unterschied zwischen dem Osten und Westen bei gleicher Breitenlage macht sich nicht bemerkbar, ebenso im Gebirge zwischen tiefen und hohen Lagen. Ausgelöst wird die Verfärbung des Laubes durch die Verkürzung der Tageslänge im Herbst und diese hängt nur von der geographischen Breite eines Ortes ab. Angepflanzte, südliche Laubholzarten verfärben ihr Laub in Mitteleuropa bereits bei weniger kurzen Tagen, die bei uns früher eintreten. Setzt man eine Laubholzart im Sommer künstlich kurzen Tagen aus, indem man sie morgens und abends abdunkelt, so vergilben die Blätter bereits im Sommer. Biebl (1967) gelang ein solcher Versuch mit dem niedrigen Zwergstrauch *Betula nana*. Andererseits bleiben die Blätter von Bäumen in unmittelbarer Nähe von Straßenlaternen länger grün.

Noch genauer lassen sich namentlich im Frühjahr kleinklimatische Unterschiede durch Beobachtung der Schneeschmelze oder der Vegetationsentwicklung feststellen. Dabei macht sich bei sonnigem Wetter besonders die Exposition, also die Förderung der Südhänge bemerkbar, bei trübem Wetter dagegen die Höhenlage mit einer Begünstigung der tiefen Lagen. Auch das Gestein ist im Frühjahr von Bedeutung: Trockene Kalkgesteine und Lößhänge sowie Sand erwärmen sich rascher, was sich durch das Vorkommen von submediterranen Geoelementen an solchen Standorten bemerkbar macht. Diese kleinklimatischen Unterschiede sind für die Landwirtschaft ebenfalls von Bedeutung und prägten deshalb die Gliederung der Kulturlandschaft vor ihrer großräumigen Technisierung.

1.2 Die Böden

Im Gegensatz zu den tropischen Böden sind die des ZB VI, vor allem in Europa, sehr jung und erst während der Postglazialzeit entstanden. Die Glazialzeiten haben sich in der westlichen Hälfte von Europa besonders stark ausgewirkt. Denn das Gletschereis rückte nicht nur von Norden vor, sondern auch von Süden – von den Alpen. Nur ein sehr schmaler Streifen zwischen den Endmoränen blieb unvereist. In diesem Periglazialgebiet bildete sich eine Decke aus Löß und während des Rückzugs des nordischen Eises wurden große Massen von fluvio-glazialen Sanden in den Urstromtälern abgelagert. In Osteuropa sind die Lößflächen südlich der Endmoränen des nordischen Kontinentaleises besonders ausgedehnt; sie erstrecken sich bis zu den Küsten des Schwarzen und Asowschen Meeres (vgl. Abb. 1.10.3). Die Böden entwickelten sich allmählich auf den verschiedenen glazialen Ablagerungen gleichzeitig mit der Wiederbesiedlung durch die Vegetation. Während der postglazialen Wärmezeit herrschten schon Eichenmischwälder vor, die erst während der kühleren und feuchteren Bronze- und Eisenzeit in Mitteleuropa (etwa um 1500 v. Chr.) zum Teil durch Buchenwälder verdrängt wurden.

Nach England ist die Buche erst in historischer Zeit eingewandert und hat die Standorte auf Kalkgestein im Südosten besetzt. Im osteuropäischen Teil des ZB VI, wenn man vom Karpatenvorland absieht, fehlt die Buche in dem kontinental getönten Klima ganz. Die wichtigste Baumart ist dort die Eiche. Der zonale Bodentypus unter den Buchenwäldern ist der *Braune Waldboden*; wenn man diesen als «Braunerde» bezeichnet, so darf man dies nicht mit den trockenen Steppenböden Burosem (= russ. = Braunerde) verwechseln.

Bei den *Braunen Waldböden* sind die Horizonte A, B und C nur unscharf abgegrenzt. Auf nicht zu basenarmem Muttergestein ist der Humus unter der Streuschicht abgesättigt, aber er besteht nicht nur aus Huminsäuren, wie es bei der Schwarzerde der Fall ist, sondern es reichern sich schon Rotteprodukte (Humolignine) an und die Reaktion ist schwach sauer. Der Humushorizont ist ein *Mull*, der bei zunehmenden Rotteprodukten in einen *Moderhumus* übergeht. Eine leichte Durchschlämmung des Bodens erfolgt bereits, so daß der Übergang zum mineralischen A_2-Horizont ein allmählicher ist. Bei den Braunen Waldböden ist der Aufbau von sekundären Tonmineralien aus den primären Silikaten weit fortgeschritten, doch tritt kein Tonzerfall ein.

Durch die Abspaltung von Eisenoxidhydraten erhält das Bodenprofil eine gleichmäßige Braunfärbung. Bei der Schwarzerde ist der Tonaufbau gehemmt, während bei den Podzolböden

der Tonzerfall in SiO_2 und Sesquioxide (Al_2O_3, Fe_2O_3) eintritt. Der Kalk ist bei Braunen Waldböden völlig ausgewaschen. Alle Horizonte sind schwach sauer. Ein morphologisch erkennbarer Anreicherungshorizont fehlt dagegen den typischen Profilen. Als (B)-Horizont bezeichnet man den verlehmten und durch Eisenoxydhydrat verbraunten Unterboden, wobei die Klammer andeutet, daß es kein Anreicherungshorizont, sondern ein stärker verwitterter Horizont ist. Dadurch unterscheidet sich die typische Braunerde der Waldböden von der lessivierten oder *Parabraunerde*, bei der der Humus weniger abgesättigt und saurer ist, so daß schon eine leichte Verschlämmung der Tonteilchen eintritt, die sich im B-Horizont anreichern und diesem eine kompaktere Struktur verleihen, was sich aber morphologisch nur wenig bemerkbar macht. In der schmalen Laubwaldzone Osteuropas des Subzonobioms (miru) stocken die Wälder auf hellen (humusärmeren) bzw. dunklen (humusreicheren) *Grauen Waldböden* mit leichten Anzeichen einer Podzolierung. Da sie z. T. aus den schwarzen Steppenböden hervorgegangen sind, kommen wir auf sie bei der Besprechung der letzteren zurück (p. 155).

Damit ist eine Entwicklung eingeleitet, die in den ozeanischen Klimagebieten zu der Podzolierung führt, namentlich auf armen Sanden als Muttergestein. Die typischen Podzolböden sind die zonalen Böden des Zonobioms VIII. Aber sie sind auch im humiden ozeanischen Klima mit niedrigen Sommertemperaturen weit verbreitet. Die Streuschicht dieser Waldböden, als Förna (F-Horizont) bezeichnet, wird stark ausgelaugt und nimmt eine saure Reaktion an. Die bei der Zersetzung gebildeten Humusstoffe sind nicht basenabgesättigt. Der langsame Abbau erfolgt durch Pilzmycelien, durch deren Hyphen eine verflochtene, kompakte Humusschicht entsteht, die sich vom mineralischen Unterboden abheben läßt und als *Rohhumus* (Trockentorf, Auflagehumus) bezeichnet wird. Er bildet den A_o-Horizont. Bei der Zersetzung dieser Humusschicht bilden sich keine Huminsäuren, sondern Fulvosäuren, aus denen durch Polymerisation Humoligninsäuren entstehen, die im Wasser kolloidal löslich sind. Sie werden aus dem Humushorizont ausgewaschen und können die beim Tonzerfall entstehenden Sesquioxide (Al_2O_3, Fe_2O_3) ebenfalls in kolloidaler Lösung aus den oberen mineralischen Bodenhorizonten mit auswaschen. Unter der Humusschicht bildet sich somit ein Elluvialhorizont (Auswaschungshorizont), in dem nur noch das beim Tonzerfall ebenfalls gebildete SiO_2 als weißliches, an Asche erinnerndes Pulver verbleibt. Es entsteht der *elluviale A_2 Bleichhorizont*. Daher die von den russischen Pedologen gegebene Bezeichnung «Podzol», von pod (russ.) = darunter und zola = Asche. In größerer Tiefe werden die kolloidalen Lösungen ausgefällt, sei es durch die Abnahme der H^+-Konzentration (höhere pH-Werte) oder infolge des Wasserentzuges durch die Baumwurzeln. Auf diese Weise entsteht ein Anreicherungs- oder *illuvialer B-Horizont*, der auf dem Profil durch seine durch Humusstoffe dunkle Färbung (Humuspodzol) oder durch die von Eisenhydroxiden rostrote Färbung (Eisenpodzole) hervortritt. Diese Podzolböden sind be-



Abb. 1.2.1: Typisches Podzolprofil mit Ortsteinbildung (Zapfenbildung der dunkelsten Schichten, darüber der helle Bleichsand (A_2), darunter das Muttergestein (Sandschichten) (aus WALTER 1968).

sonders charakteristisch für das Subzonobiom (oc) der atlantischen Heiden. Unter einer solchen Heidevegetation kann der B-Horizont steinhart werden; er wird dann als *«Ortstein»* bezeichnet. Das sind die extremsten Podzolböden, bei denen auch die Rohhumusschicht durch die vielen Rhizome der Zwergsträucher besonders fest verflochten ist. Auch die Nadelholzarten (besonders die Kiefern) fördern durch ihre schwer zersetzbare Streu die Podzolierung stärker als die Laubholzarten. Bei einem typischen Podzolprofil unter Kiefernwald auf armem Sandboden kann man folgende Bodenhorizonte unterscheiden (Abb. 1.2.1).

A_0	F	0– 1 cm	Dünne Streuschicht aus noch unzersetzten Kiefernnadeln.
	H	1– 5 cm	Grau-schwarzer, faserig-filziger Rohhumus.
A_1		5–10 cm	Humushaltiger, verarmter Mineralboden mit Quarzkörnchen.
A_2		10–25 cm	Ausgebleichte, aschgraue, im trockenen Zustand fast weiße, meist sandige oder dichte, blättrige, beim Austrocknen mehlig zerfallende Schicht.
B		24–45 cm	Dichtes, toniges, rostfarbig-braunes Material, in feuchtem Zustand zäh, trocken hart, oft mit dunklen Konkretionen oder helleren Flecken, längs der Wurzelgänge tiefer herunterreichend.
C		>45 cm	Gelblicher Sand oder sandiger Lehm.

Da die Sesquioxide im Gegensatz zu den meisten anderen Stoffen von den Wurzeln der Pflanzen kaum aufgenommen werden, scheiden sie aus dem Stoffkreislauf Boden ⇒ Vegetationsschicht aus und gelangen nicht mehr durch die Streu ständig an die Oberfläche. Um das zu zeigen, führen wir in Tabelle 1.2 einige Streu- und Gesteinsanalysen an (aus Rode 1939):

Aus diesen Zahlen geht hervor, wie gering der Anteil der Sesquioxide in der Pflanzenasche ist. Außerdem erkennt man, daß die Kiefernstreu sich durch besondere Basenarmut auszeichnet und deswegen die Podzolierung in viel höherem Maße begünstigt als z. B. die sehr basenreiche Birkenstreu.

Die Wälder in Mitteleuropa stocken meist auf flachgründigen Böden und die Bodenprofile sind nur unvollständig ausgebildet. Man findet meist Rohböden, von Kubiena (1948) bei kalkarmem Muttergestein meist als «Ranker» bezeichnet, auf Kalkgestein dagegen als «Rendzina», die über die schwarzen Humuskarbonatböden bei stärkerer Auslaugung des Kalks durch Verbraunung in die «Terra fusca» mit schon saurer Reaktion übergehen.

Bei den zonalen Böden, die fast alle dem Ackerbau dienen, ist das Bodenprofil durch die ständige Bodenbearbeitung, meist mit dem Wendepflug, stark verändert. Die jährliche Zufuhr von organischen Stoffen durch die Laubstreu der Wälder fällt weg und der Humusgehalt wird geringer, besonders bei ausschließlich mineralischer Düngung, was schließlich auch die Struktur der Böden verschlechtert. Durch starke Stallmistdüngung kann man die «Gare» des Bodens, d. h. dessen Krümelstruktur verbessern. Diese beeinflußt den Haftwassergehalt des Bodens innerhalb der Krümel günstig und fördert zugleich die Durchlüftung des Bodens durch die größeren Poren zwischen den Krümeln, schafft also für das Wurzelwachstum günstigere Wachstumsbedingungen. Auf diese «Bo-

Tab. 1.2: Streu- und Gesteinsanalysen

Streu oder Gestein	Gehalt an mineralischen Bestandteilen							Molekul. Verhältnis
	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	CaO	MgO	K_2O	Na_2O	$SiO_2 : R_2O_3 : RO$
Kiefernstreu	14,6	4,17	3,56	38,7	10,16	10,95	4,39	4 : 1 : 18
Fichtenstreu	36,2	–	2,28	44,0	5,31	3,77	1,24	42 : 1 : 68
Buchenstreu	31,0	–	2,82	45,6	6,75	5,19	1,08	29 : 1 : 60
Birkenstreu	6,14	0,36	0,36	28,9	8,14	6,18	0,51	44 : 1 : 344
Heidelbeere	6,60	–	2,90	27,6	12,50	28,10	1,80	6 : 1 : 62
Moose	26,9	–	3,49	31,0	8,06	13,11	4,04	18 : 1 : 14
Bänderton	62,2	18,88	7,27	1,35	2,34	3,50	1,42	5 : 1 : 0,6
Geschiebelehm	77,1	12,48	3,85	0,90	0,95	3,37	1,34	9 : 1 : 0,7
Sand (Oser)	87,3	7,78	1,24	0,92	0,18	2,09	1,37	15 : 1 : 0,7

dengare» legt die alternative biologische Landwirtschaft großen Wert, während die konventionelle Landwirtschaft die bessere Bodenbearbeitung durch Großmaschinen betont. Doch sind dies alles Fragen, die mit unserer ökologischen Darstellung der ursprünglichen, natürlichen Verhältnisse nur wenig zu tun haben. Eine große Rolle spielt die Bodenerosion namentlich bei der Bodenbearbeitung in Hanglagen. Durch sie verlieren die Kulturböden im Laufe der Jahrhunderte die gesamte Feinerde und damit ihre Fruchtbarkeit.

1.3 Die Produzenten

Die heutige Pflanzendecke der 3 Subzonobiome ist so verschieden, daß man sie getrennt behandeln muß.

1.3.1 Subzonobiom (oc) mit den Atlantischen Heidegebieten

Heide- und Moorgebiete sind für dieses Subzonobiom so typisch, daß sie früher als natürliche Vegetation angesehen wurden. Sie sind jedoch eine degradierte Vegetation, die als solche eine große Stabilität erreicht hat und deshalb als ein besonders extremes Beispiel genauer besprochen werden soll. Sie beginnen an der Küste des Atlantischen Ozeans, bereits auf der Iberischen Halbinsel im Bereich des Zonobioms IV und V. Auf kalkarmem Gestein findet man dort heideartige Gesellschaften mit *Erica cinerea, Lavandula stoechas* und einigen Cistrosen *(Cistus crispus, C. ladaniferus)* sowie vielen Flechten (*Cladonia*-Arten) und einigen Moosen *(Polytrichum juniperinum, P. piliferum),* aber erst in den Gebirgen im NW von Gibraltar mit höheren Sommerniederschlägen macht sich ein scharfer Wandel bemerkbar. Auf offenen Flächen in den Korkeichenwäldern breiten sich schon richtige Heideflächen aus. Die Cistrosen werden durch gelbblühende *Halimium*-Arten ersetzt, die Ericaceen nehmen zu und Ginsterarten treten auf, wie das iberische *Pterospartum tridentatum,* verschiedene *Sarothamnus*-Arten *(S. baeticum, S. welwitschiae, S. catalanicus)* und *Cytisus*-Arten *(C. candicans, C. triflorus, C. linifolius)* (Lüdi 1956).

Die Heidevegetation, die ein sehr ausgeglichenes Klima mit milden Wintern verlangt, meist aber auch feuchte Sommer, zieht sich dann an der atlantischen Küste durch Portugal über Nord-Spanien und Westfrankreich nach England, Irland und Schottland weiter bis nach Norwegen. Dabei verschwinden die mediterranen Elemente immer mehr. Sie werden durch iberische ersetzt, die einen großen Artenreichtum aufweisen, insbesondere hinsichtlich der Ginsterarten: *Chamaespartium tridentatum = Pterospartum lusitanicum, Stauracanthus,* incl. *Nepa* (aff. *Ulex*) sind endemische Arten oder kommen nur noch in Marokko vor; *Cytisus (Sarothamnus), Ulex, Genista* und *Adenocarpus* sind durch zahlreiche Arten vertreten, ebenso auch die Gattung *Erica.* Dazu kommen Arten, die über die iberische Halbinsel hinaus nach Norden reichen (ibero-atlantische) und solche, deren Schwerpunkt oft schon nördlich liegt (eu-atlantische Elemente), bis in Schottland und Norwegen atlantisch-boreale, bzw. arktische Elemente hinzukommen (*Empetrum, Vaccinium*-Arten, *Phyllodoce, Cassiope* u. a.).

Sowohl bei den Ericaceen als auch bei den Ginsterarten unter den Leguminosen läßt sich diese Artenverschiebung besonders schön beobachten:

Ericaceen der Heide

Eu-mediterran sind: *Erica arborea* und *E. multiflora,*
West-mediterran ist: *Erica terminalis,*
Mediterran-atlantisch sind: *E. cinerea,* weniger *E. scoparia,*
Iberische Elemente, also auf die iberische Halbinsel beschränkt: *Erica lusitanica, E. mackanina, E. umbellata, E. australis* usw.
Ibero-atlantische Elemente, die bis Irland oder sogar Schottland reichen, sind: *Erica ciliaris, E. vagans, E. mediterranea, E. tetralix* und die großblütige *Daboecia cantabrica.* (Abb. 1.0.3).

Atlantisch-europäisch schließlich ist die wichtigste und am weitesten verbreitete Art – das Heidekraut

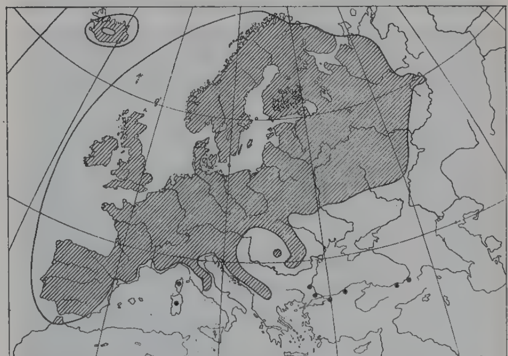


Abb. 1.3.1: Europäisches Verbreitungsgebiet des Heidekrauts *(Calluna vulgaris).* Punkte bedeuten isolierte Vorkommen (aus Walter-Straka 1970).

(Calluna vulgaris), das von der Côte d'Azur und der Costa brava bis fast zur Arktis und fast zum Ural reicht, nur die Trockengebiete Südost-Europa meidend (Abb. 1.3.1).

Ginster-Arten der Heide

Mediterran sind: *Spartium junceum* und *Calicotome villosa.*

Westmediterrane Arten sind zahlreicher: *Calycotome spinosa, Argyrolobium zanonii (= Cytisus argenteus), Cytisus sessiliflora, Cytisus (Genista) purgans, Genista scorpius, G. cinerea.*

Mediterran-atlantisch ist: *Ulex parviflorus.*

Iberisch sind zahlreiche Arten der oben bereits genannten Gattungen, die auf der iberischen Halbinsel ihr Gen-Zentrum haben.

Ibero-atlantisch wären: *Ulex minor (nanus)* und *U. gallii.*

Atlantisch sind: *Ulex europaeus* und *Genista anglica.*

Subatlantisch, d. h. nach Mitteleuropa hineinreichend, wären: *Cytisus (Sarothamnus) scoparius, Chamaespartium (Genista) sagittale* und *Genista pilosa.*

Mitteleuropäisch ist: *Genista germanica.*

Euro-asiatisch, also nicht mehr an die Nähe des Ozeans gebunden ist: *Genista tinctoria.*

Nach Norden zu nimmt die Bedeutung der Ginsterarten rasch ab. Stellt man sich die Frage, wodurch diese verschiedene Arealgestaltung von nahe verwandten Arten bedingt wird, so ist für die Begrenzung gegen das mediterrane Gebiet sicher die Sommertrockenheit maßgebend, gegen Norden und noch mehr gegen Osten hin dagegen die Winterkälte mit der Gefahr der Frosttrocknis.

Man kann feststellen, daß *Ulex europaeus* im kalten Winter immer wieder an seiner Ostgrenze abfriert. Dasselbe gilt auch für *Cytisus (Sarothamnus) scoparius* im Odenwald und im Schwarzwald. Zwar treiben diese Arten von unten wieder aus, aber der periodische Verlust der oberirdischen Teile setzt doch ihre Konkurrenzkraft den kälteresistenteren Wettbewerbern gegenüber stark herab. Selbst *Calluna vulgaris* friert in Mitteleuropa bei Frost und Schneearmut leicht zurück, wobei es sich wohl um Schäden durch Frosttrocknis handelt (Thren 1934). Wenn sie trotzdem im Norden und in Osteuropa der großen Winterkälte trotzt, so ist es, weil sie dort stets durch eine den ganzen Winter über liegenbleibende Schneedecke vor Frosttrocknis geschützt ist. Für die meisten immergrünen atlantischen und atlantisch-mediterranen Arten ist weniger die Feuchtigkeit des Sommers im atlantischen Bereich ausschlaggebend, als vielmehr die Milde des Winters.

Sehr deutlich war das in Neuseeland zu erkennen, wo *Cytisus (Sarothamnus) scoparius* und *Ulex europaeus* zu den verbreitesten adventiven Weideunkräutern gehören.

Die Winter in ganz Neuseeland sind mild, aber die Feuchtigkeit nimmt im Otago-Gebiet auf der Südinsel gegen das Landinnere rasch ab und das ursprüngliche Waldgebiet macht schließlich einer trockenen Steppe Platz. Man kann dabei beobachten, daß sich auf den Weideflächen im Waldgebiet der Adlerfarn *(Pteridium aquilinum* ssp. *esculentum)* ausbreitet, im Übergangsgebiet wird er durch *Cytisus* abgelöst und am weitesten in das Trockengebiet dringt *Ulex europaeus* vor. Das Verhalten ist somit genau umgekehrt wie in Europa: *Ulex* beschränkt sich hier auf das extrem atlantische Gebiet, *Cytisus* ist ein subatlantisches Geoelement und *Pteridium* geht über Mitteleuropa nach Osten hinaus. Ausschlaggebend ist in Europa nicht die abnehmende Feuchtigkeit, sondern die immer tieferen Wintertemperaturen nach Osten hin.

Das Gebiet mit dem wohl ausgeprägtesten ozeanischen Klima ist Irland, die Insel, die weit in den Ozean vorgeschoben ist (Lüdi 1952). Die mittlere Jahrestemperatur liegt zwischen 9° und 10,5° C, die Januartemperatur bei + 5° bis + 7° und die Julitemperatur bei 14–16°. Die Differenz der Mitteltemperaturen des wärmsten und kältesten Monats ist nirgends größer als 8,5–10,5° C, wobei die mittlere Tagesschwankung während des ganzen Jahres bei 6,5° C liegt.

Zwar kann Frost vorkommen, aber nur in leichter Form. Auf – 10° C fällt die Temperatur nur an 3–4 Tagen im Jahre und im Osten an 8–10 Tagen. Dafür kommen hohe Temperaturen bis 25° C auch höchstens nur an 2–3 Tagen vor.

Die Niederschläge betragen 750–1000 mm pro Jahr (im Gebirge bis 1500 mm) und sind sehr gleichmäßig verteilt. Selbst in den trockensten Monaten April-Mai fallen immer noch über 45 mm. Besonders wichtig ist auch, daß die Schwankung der Niederschlagshöhe von Jahr zu Jahr höchstens um 25% von der Norm abweicht. Entsprechend ist die Luft stets sehr feucht, so daß das Sättigungsdefizit maximal 2,2 mbar beträgt. Bei der starken Bewölkung kann die Sonnenscheindauer auf 31% der maximal möglichen sinken.

In einem so ausgeglichenen Klima ohne Extreme können die verschiedensten Geoelemente gedeihen. Es ist deshalb nicht erstaunlich, daß man nicht nur mediterrane Elemente in Irland findet wie *Arbutus unedo, Rubia peregrina, Ceterach officinarum, Umbilicus pendulinus* u. a., sondern in Meeresniveau auch arktische, wie

z. B. *Dryas octopetala, Saxifraga oppositifolia, Selaginella selaginoides, Salix herbacea* (an Felsen in Nordexposition), *Rubus chamaemorus* (ein Standort in 550 m NN und in Nordexposition).

Selbst Elemente der feuchten Subtropen gedeihen hier, z. B. Farne, wie *Adiantum capillus veneris, Hymenophyllum tunbrigense, H. peltatum, Osmunda regalis* und *Trichomanes radicans*. In diesem feuchten Klima spielt die Bodenazidität für die Verbreitung der Arten eine sehr große Rolle. Viele basiphile Arten kommen nur auf Kalkböden vor, auch Arten, die in Mitteleuropa durchaus nicht so kalkstet sind.

Andererseits führt die ständige Feuchtigkeit im Westen der Insel dazu, daß azidophile Arten auf Kalkgestein wachsen, selbst wenn sie von diesem nicht durch eine saure Torfschicht isoliert sind.

Die Heidevegetation des atlantischen Gebietes Westeuropas ist, wie erwähnt, keine natürliche Vegetation. Ebenso wie die Garigue des Mediterrangebietes (vgl. Bd. 4) ist sie anthropogen bedingt und an die Stelle der ursprünglichen Wälder getreten.

Da diese Wälder fast restlos vernichtet wurden, können wir über ihre einstige Zusammensetzung nur Vermutungen anstellen. Als Baumarten kommen in erster Linie Eichen infrage: Im submediterranen Gebiet *Quercus pubescens* und *Qu. toza,* weiter nördlich im nemoralen *Quercus petraea* und *Qu. robur,* noch nördlicher bereits im borealen spielen Birken *(Betula pendula, B. alba)* und Ebereschen *(Sorbus aucuparia)* eine zunehmend größere Rolle zusammen mit der Kiefer *(Pinus sylvestris),* die jedoch das extrem ozeanische Küstengebiet meidet (evtl. spielt dabei eine Schädigung durch Salzstaub eine Rolle). Im submediterranen Gebiet dürfte auf Sandböden *Pinus maritima* immer eine große Rolle gespielt haben, z. B. im südwestlichen Gebiet Frankreichs (Landes). Auch die atlantisch-mediterrane Art *Ilex aquifolium* ist in diesen Wäldern verbreitet. Auf kalkarmem Gestein werden Heidearten im Unterwuchs vertreten gewesen sein, so daß sie sich nach der Vernichtung der Baumschicht rasch ausbreiten konnten. Als eigentliche Heide kamen ursprünglich wohl nur ganz kleine Flächen in Frage auf flachgründigen Böden oder auf Torfböden. Anders war sicher die Waldvegetation auf Kalkgesteinsböden besser ausgebildet. Hier konnten Eschen *(Fraxinus excelsior),* Ulmen *(Ulmus glabra),* Erle *(Alnus glutinosa)* und Hasel *(Corylus avellana)* wachsen. Auch die Buche *(Fagus sylvatica)* und die Eibe *(Taxus baccata)* reichen auf Kalkgestein weit ins atlantische Gebiet, wenn auch die Buchenstreu dort zur Rohhumusbildung neigt. Nach Irland war die Buche in der Postglazialzeit nicht gelangt; sie wächst jedoch jetzt nach Einführung durch den Menschen auf Kalkböden gut. In England kommt sie nur im Südosten vor. Die Waldbestände sind heute zumeist in stark beweidete Grasflächen oder Äcker übergeführt worden.

Als Grund für die restlose Waldvernichtung im ozeanischen Küstengebiet können wir anführen: 1. Die frühe Besiedlung durch den Menschen, der in Meeresnähe sich zusätzlich durch Fischfang und mit Muscheln ernähren konnte und 2. die Armut der Böden, die bei dem dauernd feuchten Klima stark ausgewaschen (lessiviert) werden und zur Rohhumusbildung neigen.

Wir haben es mit einem ähnlichen Problem zu tun, wie im feuchten tropischen Regenwald (Bd. 2, S. 16). Solange der Urwald nicht angetastet wird und beim Stoffkreislauf keine Nährstoffverluste eintreten, kann er in großer Üppigkeit unbegrenzt erhalten bleiben. Aber gegen menschliche Eingriffe erweist er sich sehr empfindlich und degradiert leicht.

Der Holzeinschlag allein hätte sicher noch nicht zur völligen Entwaldung geführt. Hinzu kam jedoch die Beweidung, das regelmäßige Abbrennen zur Weideverbesserung und nach Einführung der Stallfütterung der Plaggenhieb (Abb. 1.3.2), d. h. die Abhebung der Rohhu-



Abb. 1.3.2: Ein Bauer in der Lüneburger Heide beim Plaggenhieb (aus WALTER 1968).

musschicht, die als Streu verwendet wurde und mit dem Mist zur Düngung auf die Äcker kam. Oft wurde auch der Rohhumus nach dem Trocknen auf den Acker verbrannt und die Asche als Dünger in den Boden untergehackt. Alle diese Nutzungsarten verhinderten die Wiederbewaldung und führten im feuchten Klima zu großen Nährstoffverlusten und einer zunehmenden Versauerung des Bodens. Nur die hinsichtlich der Nährstoffe so anspruchslosen Heidepflanzen konnten sich halten. Es kam aber auch zu Wasserstauungen und diese führten zur Vermoorung.

Daß die Verheidung als Folge von menschlichen Eingriffen schon in prähistorischer Zeit begann, läßt sich pollenanalytisch an Moorprofilen nachweisen.

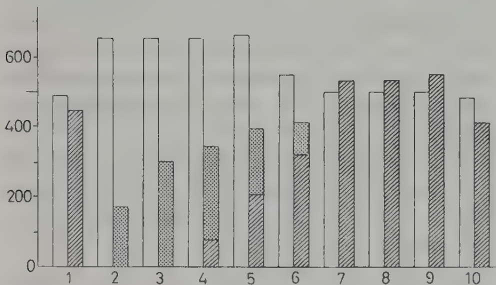


Abb. 1.3.3: Wasserbilanz von Fichtenbeständen bei Leningrad (langjährige Versuchsreihe). Linke Säule (weiß) = Niederschläge, rechte Evapotranspiration (schraffiert = vom Baumbestand, punktiert von den anderen Pflanzen: 1 100jähriger Bestand (Kronenschluß 0,8), 2 Kahlschlag mit *Vaccinium myrtillus*, 3 älterer Kahlschlag mit *Polytrichum commune* (beginnende Vernässung), 4 noch älterer Kahlschlag mit *Sphagnum*-Decke und Baumjungwuchs, 5 Schonung 5–8jährig mit Fichten und Vorhölzern, 6 Jungbestand von Fichte 12–15jährig (Kronenschluß 0,9–1,0), 7 Bestand 25–30jährig, 8 Bestand 50jährig, 9 hiebreifer Bestand 70–80jährig, 10 Bestand 85–90jährig.



Abb. 1.3.4: Hochfläche von Schottland (300 m NN) mit Deckenmoor. Bülten mit *Rhacomitrium lanuginosum*, Schlenken mit *Trichophorum caespitosum* (Foto E. Walter).

Iversen (1964) bringt ein sehr instruktives Beispiel aus Südjütland:

Im unteren Teil des Profils weist das Pollenspektrum auf einen ursprünglichen Eichenwald mit Linde, Erle und Hasel. Beigemischt waren auch *Ilex aquifolium, Malus sylvestris* und als Vorhölzer *Betula* und *Frangula alnus*. Es handelt sich somit um einen typischen atlantischen Laubwald mit armer Bodenflora aus *Anemone, Pteridium, Dryopteris* und *Polypodium*. Graspollen fehlten fast ganz. Das Bild ändert sich plötzlich in etwa 30 cm Tiefe, wobei der Eichenpollen verschwindet und der *Calluna*-Pollen, der vorher kaum nachweisbar war, auf über 50% ansteigt. Die ^{14}C-Datierung ergab das Jahr 740 ± 100 n. Chr. Gleichzeitig ist diese Schicht durch eine Holzkohlenschicht gekennzeichnet und durch das Auftreten von Getreide-, Buchweizen- und Unkrautpollen. Alles das weist auf eine Landnahme durch den Menschen hin, der den Wald abbrannte, die Fläche selbst jedoch kaum beackerte, sondern vor allem beweidete, was durch das Auftreten des Pollens vom Weideindikator *Trifolium repens* bewiesen wird. Untersucht man die Holzkohlenschicht genauer, dann erkennt man, daß nach dem Brand zunächst der Adlerfarn und das Weidenröschen *(Chamaenerium angustifolium)* sich ausbreiteten. Erst dann steigen die Pollenprozente von *Calluna* stark an.

An anderen Stellen wurde die torfige Rohhumusschicht entfernt und zum Heizen verwendet. Damit ging dem Boden das Nährstoffkapital verloren. Auf dem unter der Rohhumusschicht befindlichen ausgelaugten Sand konnte kein Wald regenerieren.

Solche Eingriffe des Menschen, wie sie hier aus dem Pollenprofil zu erkennen sind, haben im atlantischen Gebiet schon seit der Steinzeit stattgefunden.

Im extrem atlantischen Gebiet führt die Verheidung nach Waldrodung sehr rasch zu einem Grundwasseranstieg und damit zur Bildung von *Deckenmooren*. Denn der Wald verbraucht mehr Wasser als die Heide oder ein Moor. Das zeigt sehr deutlich Abb. 1.3.3, allerdings aus der borealen Zone. Nach der Entwaldung sinkt die Evapotranspiration und auf dem staunassen Boden siedeln sich Moose an, durch die eine Moorbildung eingeleitet wird. Deshalb findet man im feuchten ozeanischen Gebiet heute neben den Heiden große Flächen mit *ombrogenen Deckenmooren*, die Regenwasser festhalten und sich auf kalkarmem Gestein, unabhängig vom Relief, wie eine Decke hinwegziehen. Sie sind besonders typisch im westlichen Irland und in Schottland ausgebildet (Abb. 1.3.4 und 1.3.5).

Tab. 1.3: Vergleich der Klimadaten von 2 Gebieten mit Deckenmooren (I und II) aus Irland und Schottland und 4 noch nässeren Gebieten mit Wald (III–VI) der Südhemisphäre

	Mittlere Jahrestemperatur	Jahresniederschlag	Mittleres Tagesminimum des kältesten Monats	Absolutes Temperaturminimum
I	9,9°	1321 mm	3,9° C	−6,6° C
II	8,5°	1204 mm	3,4° C	−6,7° C
III	9,9°	6337 mm	1,1° C	−5,0° C
IV	10,9°	2470 mm	3,5° C	−6,5° C
V	8,9°	3018 mm	2,2° C	−7,2° C
VI	8,6°	2210 mm	3,3° C	−2,2° C

Zwischen den trockenen Heiden auf gut dränierten, sauren mineralischen Böden und den feuchteren Heidemooren, die schon zur Torfbildung neigen, einerseits und den extremen Deckenmooren andererseits gibt es gleitende Übergänge. Je feuchter das Klima ist, desto stärker überwiegen die Moore. Daß die Heidebildung und Vermoorung in W-Europa nicht etwa die natürliche Folge der Klimaverschlechterung im Subatlanticum der Postglazialzeit ist, ersieht man daraus, daß *in noch viel feuchteren ozeanischen Klimagebieten ohne menschliche Eingriffe der Wald dauernd erhalten bleibt.* In Tabelle 1.3 (oben) vergleichen wir die Klimaverhältnisse von Blacksod Point (Irland, I) und Tiree (W-Schottland, II) mit verbreiteten Deckenmooren einerseits, mit *Nothofagus*-Waldgebieten auf der Südhemisphäre andererseits und zwar von Milford (Neuseeland, III), Zeehan (West-Tasmanien, IV) und Puerto Aisen (S-Chile, V), sowie Cabo Raper (Südchile, VI).

Aber auch in W-Tasmanien (IV) zeigt es sich, daß sich dort, wo Eingeborene oder heute Jäger die Wälder immer wieder abbrannten (um das Busch-Känguruh leichter erlegen zu können), Moore mit der großen Cyperacee *Mesomelaena sphaerocephala,* die selbst im frischen Zustand leicht brennt, ausbreiteten.

Es ist nicht ganz leicht, das atlantische Heidegebiet in das Schema mit unserer ökologischen Gliederung einzureihen.

Das ausgeglichene kühle Gebiet in W-Irland haben wir zum Ökoton V/VI gerechnet, weil die Winter so milde sind, daß immergrüne Elemente vorkommen. Den stark vermoorten Bereich von N-Schottland ebenso wie den südlichen Teil der Norwegischen Küste betrachten wir als zum Ökoton VI/VIII gehörend, Nordnorwegen zum extrem ozeanischen Subzonobiom des ZB VIII und am Nordkap zum ZB IX. Der östliche Teil von Irland, sowie England und das Küstengebiet Mitteleuropas gehören zum ZB VI (Abb. 1.3.6–1.3.8).



Abb. 1.3.5: Daselbst: Nahaufnahme von Bülten mit *Rhacomitrium* (auf Südwestseite) und *Calluna,* vorn *Narthecium* mit *Trichophorum* (Foto E. Walter).

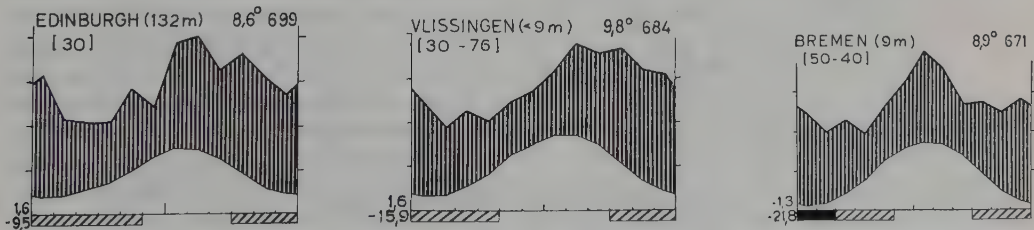


Abb. 1.3.6–1.3.8: Klimadiagramme der ozeanischen Klimagebiete mit zunehmender Kontinentalität (vgl. absolute Minima der Temperatur und bereits kalte Jahreszeit bei Bremen.

Die Heidevegetation Schottlands

Die Waldvernichtung in Schottland beginnt bereits im Neolithikum, so daß man heute kaum noch Reste von natürlichen Waldbeständen findet.

In den wärmsten Teilen kommen beide Eichen *(Quercus petraea* und *Qu. robur)* vor mit *Ulmus glabra* und auf Kalkgestein auch *Fraxinus excelsior. Betula alba (pubescens)* ist überall häufig und nimmt mit der Höhe zu. Im Gebirge findet man auch eine besondere Form der *Pinus sylvestris* (Scotch Pine).

Von weiteren Holzarten wären zu nennen *Prunus avium, P. padus, Malus sylvestris, Corylus avellana, Crataegus monogyna, Prunus spinosa, Viburnum opulus, Sorbus aucuparia, Populus tremula,* dazu verschiedene *Salix*-Arten und *Juniperus communis.* Die Krautschicht schwankt zwischen den krautreichen Wäldern mit *Mercurialis perennis, Allium ursinum, Oxalis acetosella, Anemone nemorosa, Primula vulgaris, Endymion (Scilla) non-scripta* und den zwergstrauchreichen *Ilex*-Beständen mit *Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum, Deschampsia flexuosa, Luzula sylvatica, Pteridium* u. a.

Das Heidekraut *(Calluna vulgaris)* ist die wichtigste Art der schottischen Heide. Sie ist auch die «nationale Blume» dieses Landes. Ihre weite Verbreitung in Schottland geht aus der Karte (Abb. 1.3.9) hervor. Heiden dieser Art findet man von Nord-Spanien bis Norwegen. In vielen Gebieten sind sie jedoch im Verschwinden begriffen, da man sie aufforstet. In Schottland blieben sie bis vor kurzem erhalten, weil sie das ganze Jahr von Schafen aber auch Rindern beweidet werden oder der Vogeljagd von Großgrundbesitzern dienen.



Abb. 1.3.9: Verbreitung der *Calluna*-Heide in Schottland (nach Whittles, aus Walter 1968). Große Flächen punktiert, kleine schwarz.

Nur auf den besseren Böden im Tiefland mußte auch hier die Heide dem Ackerbau weichen (Gimingham 1972).

Die Heide nimmt mit den ärmsten Böden vorlieb. Das typische Bodenprofil sind Eisenpodzole (Abb. 1.2.1). Wo der B-Horizont als Ortstein fest und mächtig ist, kann es zu Wasserstauung mit Gley- oder sogar Torfbildung kommen. In den regenreichsten Westgebieten wird auch in Schottland die Heide durch Deckenmoore verdrängt und beschränkt sich deshalb auf steilere Hänge.

Auf längere Zeit nicht abgebrannten Weideflächen stellt sich Jungwuchs von Birken, *Sorbus aucuparia* und Kiefer ein.

Das Brennen erfolgt, um durch die frischen Triebe die Weidequalität zu verbessern.

Andere wichtige Arten der Heide sind: *Erica cinerea, E. tetralix, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Empetrum nigrum, Arctostaphylos uva-ursi,* sowie *Deschampsia flexuosa, Molinia coerulea, Nardus stricta, Trichophorum caespitosum, Eriophorum spp., Carex binervis, C. pilulifera* u. a. m. Auch *Juniperus communis* und *Ulex europaeus* sind typische Bestandteile, die sich über die *Calluna* erheben.

5–8-jährige Bestände von *Calluna* bilden eine geschlossene Schicht, die 40 cm hoch ist, wobei einzelne Zweige bis zu 60–80 cm herausragen. Darunter findet man die Begleiter in einer zweiten Schicht von 10–20 cm Höhe. In der dritten 5–10 cm hohen Schicht wachsen *Potentilla erecta* und *Galium saxatile,* insbesondere jedoch die Moose *Pleurozium schreberi* und *Hylocomium splendens,* direkt an der Bodenoberfläche auch Moose wie *Hypnum cupressiforme, Pohlia nutans* und verschiedene Flechten.

Durch die *Calluna*-Schicht dringen 20% des Tageslichtes; am Boden fällt die Beleuchtung oft auf 0,5%. *Calluna* bremst die Luftbewegung stark ab, so daß im Bestand meistens ziemliche Windstille und hohe Luftfeuchtigkeit herrschen.

Bei Einstrahlung ist die Temperatur in der *Calluna*-Schicht um 2–5° höher als am Boden.

Bei rationellem Abbrennen entsteht ein sehr dichter *Calluna*-Bestand, in dem nur einige Moose oder Flechten vorkommen. Das Wurzel-

system eines solchen Bestandes besteht aus einem dichten Wurzelfilz in den oberen 10 cm des Bodenprofils, an dem auch Wurzeln, die an niederliegenden Stengeln entspringen, mit beteiligt sind. Außerdem findet man mehr vereinzelte tiefergehende Wurzeln, bis zu 75 cm Tiefe mit einem dichteren Filz direkt über dem Eisenortstein. Nach Robinson (1972) scheiden die Wurzeln von *Calluna* mit endotropher Mykorrhiza Stoffe aus, die das Wachstum von *Boletus* sp., von *Amanita muscaria,* dem Fliegenpilz, aber auch parasitärer Pilze verhindern, was vielleicht die Dominanz von *Calluna* erklärt. Auch Birken keimen nur in alten degenerierenden Heidekraut-Beständen oder nach heißen Bränden. Auf Sandböden sind die Wurzeln meist mehr oder weniger gleichmäßig bis 80 cm Tiefe verteilt, während sie bei Einzelstand der *Calluna* auf nassem Moorboden auf die oberen 5–10 cm (bis 20 cm) beschränkt bleiben, dafür jedoch bis 60 cm seitlich streichen. Bei den eigentlichen Moorpflanzen wie *Eriophorum vaginatum* dagegen reichen die Wurzeln an solchen Standorten viel tiefer, bis 50 cm.

Die floristische Zusammensetzung der Heiden kann sehr stark wechseln. Sie hängt ab 1. von der Zeit, die seit der Degradierung des Waldes zur Heide verflossen ist, 2. von der Art und Intensität der Beweidung und 3. von der Häufigkeit der Brände. Für *Calluna* optimal ist ein Intervall zwischen den Bränden von 8–15 Jahren. Bei sehr häufigem Abbrennen (alle 6 Jahre) hat *Calluna* nicht genügend Zeit zu regenerieren; andere Arten breiten sich dann aus und zwar bei zunehmender Feuchtigkeit des Standortes *Pteridium aquilinum, Vaccinium myrtillus, Nardus stricta, Molinia coerulea, Juncus squarrosus.*

Die Heide ist also ein Produkt einerseits der Standortsfaktoren und andererseits der menschlichen Einwirkungen, deren Kenntnis für das Verständnis der Zusammensetzung unerläßlich ist. Auch klimatische Unterschiede machen sich bemerkbar.

Die mehr ozeanischen Varianten sind durch die Anwesenheit von *Erica cinerea* gekennzeichnet. Dazu kommen *Carex binervis, Hypericum pulchrum, Blechnum spicant, Listera cordata, Dactylorrhiza maculata* ssp. *ericetorum, Rhacomitrium lanuginosum, Plagiothecium undulatum.* Dagegen findet man in der nördlichen Variante *Trientalis europaea, Empetrum nigrum, Vaccinium vitis-idaea* und *Hylocomium splendens; Ulex minor* und *Cuscuta epithymum* fehlen hier, während *Genista anglica* als einzige mehr südliche Art noch vorkommt.

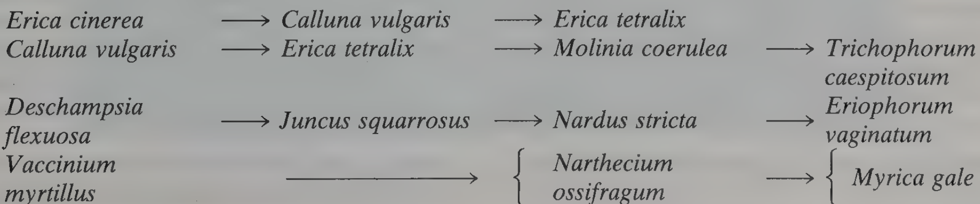
Sehr deutliche ökologische Reihen lassen sich im Verbreitungsgebiet folgender 4 Arten mit zunehmender Vernässung der Böden verfolgen, wobei die Böden von Podzol- zu Gley- und Torfböden überleiten (vgl. Schema unten).

Die nassen Heidemoore gehen schließlich in W-Schottland in typische *Deckenmoore* über. Bei diesen dominieren in tiefen Lagen unter 450 m NN *Sphagnum*-Arten, die eine Decke bilden, in der zerstreut höhere Pflanzen wachsen.

Es sind *Trichophorum caespitosum, Eriophorum angustifolium, E. vaginatum, Calluna vulgaris, Erica tetralix, Molinia coerulea, Drosera rotundifolia, D. anglica, Narthecium ossifragum, Myrica gale* usw. In mit Wasser gefüllten Schlenken findet man *Menyanthes trifoliata, Utricularia minor, Carex limosa* und stellenweise *Rhynchospora alba* sowie *R. fusca.*

Diese Moore sind nur in Gebieten mit mehr als 235 Regentagen entwickelt. Das größte Deckenmoor überzieht eine Fläche von 2500 km². Solche Moore kommen auch im englischen Lake Distrikt, North Wales und Dartmoor vor, insbesondere jedoch in W-Irland, nur spielt dort *Schoenus nigricans,* begünstigt durch zerstäubtes Meerwasser, eine viel größere Rolle als in Schottland. Durch leichte Beweidung wird zunächst *Calluna* begünstigt und *Erica cinerea* zurückgedrängt. Bei stärkerer Beweidung tritt dagegen eine Vergrasung ein mit *Festuca ovina* auf besseren Böden, *Deschampsia flexuosa* auf sehr armen Böden und *Nardus* sowie *Molinia* auf nassen Böden.

Vernässung zunehmend



Im einzelnen können wir die verschiedenen Assoziationen nicht anführen. Es soll nur darauf hingewiesen werden, daß innerhalb einer Gesellschaft sich bestimmte zyklische Veränderungen abspielen, die durch das Altern und Absterben der *Calluna*-Büsche bedingt werden.

Dieser Zwergstrauch erreicht seine volle Entwicklung, wenn diese nicht durch Brand oder Viehverbiß gestört wird, im Alter von 15–20 Jahren. Mit 25 Jahren fangen schon einzelne Zweige an abzusterben und der mittlere Teil des Strauches wird licht. Hier siedelt sich auf den toten Zweigen *Cladonia silvatica* und andere Flechten an. Wenn diese zerfallen, besetzt *Arctostaphylos uva-ursi* den nackten Boden. In diese Polster dringt mit der Zeit wieder *Calluna* ein und verdrängt *Arctostaphylos* durch Beschattung.

In moosreicheren Heiden füllen *Pleurozium schreberi* und *Hylocomium splendens* die Lücken aus; in die Moospolster wächst *Vaccinium vitis-idaea* und darauf *V. myrtillus* hinein, bis schließlich junge *Calluna*-Pflanzen diese wieder verdrängen. Diese Zyklen führen in alten Heidebeständen zu einer mosaikartigen Zusammensetzung des Bestandes (Watt 1947).

Chapman (1967) unterscheidet drei 10-jährige Phasen eines 30-jährigen Zyklus: 1) Aufbauphase mit niedriger Streuproduktion und entsprechend geringem Abbau. Der Gehalt an K, Ca, Mg, N und P in der Streu nimmt zu. 2) Reifephase: Der Zuwachs an Phytomasse wird geringer, während die Streuproduktion zunimmt. 3) Degenerationsphase: Die Streuproduktion bleibt konstant, während ihr Abbau zunimmt und größer ist als die Produktion. Nach 35 Jahren beträgt die Phytomasse $24\,t \cdot ha^{-1}$ und die Streumenge $17\,t \cdot ha^{-1}$. Die Wurzelmasse ist 3 mal größer als die oberirdische Phytomasse. Aus der Streu werden K, Ca und Mg ausgewaschen, nicht dagegen N und P. Beim Brand gehen N und P verloren; die Verluste an K, Ca und Mg werden dagegen durch die Niederschläge allmählich ersetzt.

Mit dem Eisen- und Mangangehalt von *Erica cinerea* und *E. tetralix* beschäftigen sich Jones und Etherington (1971). Diese Arten nehmen auf nassen Böden mehr Eisen auf. Der Mn-Gehalt der Blätter von *E. cinerea* war an nassen Standorten ebenfalls erhöht; *E. tetralix* wächst immer auf nassen Böden. Bei abgeschnittenen Sprossen war Eisen für *E. cinerea* giftiger als für *E. tetralix*.

Mit der Struktur und Produktion der Deckenmoore beschäftigte sich Forrest (1971).

Die Jagd und die extensive Schafweide sind keine rationelle Nutzung der großen Heideflächen. Man rechnet für ein Schaf etwa 1,2–2,8 ha Weidefläche. Die dauernde Nutzung mit periodischem Abbrennen muß mit der Zeit zu einer immer stärkeren Podzolierung und Verarmung des Bodens führen. Deswegen ist man bestrebt, die Nutzung durch Anwendung von Düngemitteln und Ersatz der *Calluna* durch Gräser zu verbessern oder aber die Flächen aufzuforsten; dabei haben sich Lärchen und *Picea sitchensis* u. a. bewährt. Es sind vor allem Coniferen, die an der ebenfalls extrem ozeanischen nördlichen pazifischen Küste Nordamerikas bis ins südliche Alaska Urwälder bilden (vgl. Bd. 4). Diese nicht frostresistenten Coniferen sind in Europa während der Glazialzeiten ausgestorben, scheinen sich jedoch bei Aufforstungsversuchen in Schottland sehr gut zu bewähren.

Ähnliche Zwergstrauchheiden findet man in den schottischen Gebirgen über der Waldgrenze in Höhen von 400–1000 m NN, im zentralen Hochland in 800–1200 m NN. Die natürliche Baumgrenze mit *Pinus sylvestris,* die als Außenposten des großen borealen Areals in Schottland vorkommt, dürfte bei 610–685 m NN liegen (Pears 1967). Das hochozeanische schottische Hochgebirge (die Grampian Highlands) liegt nördlich von dem Grabenbruch Firth of Clyde und Firth of Forth und erreicht Höhen im Westen am Ben Nevis von 1343 m NN und in den Cairngorms im Nordosten 1312 m NN (Kelletat, 1972). Unterhalb der *Pinus-Betula* Baumgrenze spielt nur *Calluna* eine Rolle, oberhalb derselben dagegen *Vaccinium myrtillus* und *Empetrum hermaphroditum.* Die oberste Grenze der flechtenreichen *Calluna*-Bestände erreicht maximal 950 m NN. In exponierten Lagen kommen reine *Rhacomitrium lanuginosum*-Teppiche bis 1150 m NN vor. Darüber ist die Vegetationsdecke aufgelöst mit Girlanden von *Juncus trifidus;* in Mulden findet man *Empetrum-Eriophorum*-Moore, aber auch Schneetälchen mit *Salix herbacea,* an windexponierten *Loiseleuria procumbens* (vgl. auch Tansley 1953). Die Jahresniederschläge in den Cairngorms in 1000 m NN liegen über 2000 mm, in Gipfellagen des Ben Nevis sogar um 4000 mm.

Die sekundären Heideflächen, die man noch in den Niederlanden, NW-Deutschland und auf Jütland findet, befinden sich schon in einem sehr viel weniger ozeanischen Klimagebiet und müssen als verarmte Varianten betrachtet werden (Abb. 1.3.10). Mikroklimatische und Standortsmessungen in dem geschützten Teil der Lüneburger Heide wurden von Lötschert (1962) und Horst (1964) durchgeführt.

Heidegesellschaften bilden sich in diesem Gebiet beim Zuwachsen von offenen kalkarmen

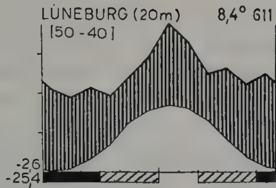


Abb. 1.3.10: Klimadiagramm von Lüneburg mit schon mitteleuropäischem Klima.

Dünen, die durch Viehtritt entstehen. Hört die Nutzung auf, dann wird der Sand durch Pflanzen festgelegt, wobei folgende sekundäre Sukzession zu beobachten ist (LACHE 1976): Zunächst bildet sich eine offene Silbergrasflur aus *Corynephorus canescens, Spergula morisoni* und *Carex arenaria,* denen der pH-Wert 3,6–5,0 sowie der Wassergehalt des Bodens und die N-Versorgung (wohl durch Wind) zusagen. Wird der Sand durch diese Pioniergesellschaft festgelegt, dann bedeckt sich der freie Boden mit Moosen und Flechten (*Polytrichum piliferum* und *Cladonia* spp.). Es wird etwas Humus angereichert, so daß *Festuca capillata* und *Agrostis coarctata* einwandern können und sich ein Rasen bildet. Die weitere Entwicklung führt dann zur *Calluna-* oder *Empetrum nigrum*-Heide, wobei *Empetrum* eine leicht günstigere Wasser- und Stickstoffversorgung benötigt; auch verträgt diese Art besser Wind und Beweglichkeit des Dünensandes, weshalb sie an der Meeresküste vorherrscht. Ohne Eingriffe des Menschen würden sich diese Heiden eventuell über ein Ginsterstadium durch Anflug von Birken- und Kiefersamen bewalden, wie es alle Heideflächen im Binnenland tun. Dieser Vorgang wird durch Aufforstung mit Kiefern beschleunigt.

Die Heiden Mitteleuropas

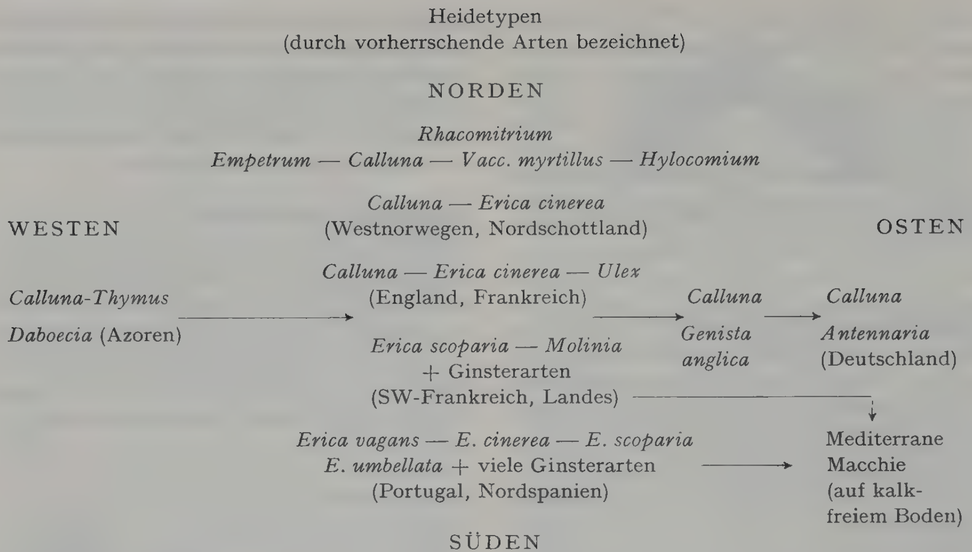
Auf dem europäischen Kontinent ist das bekannteste und größte Heidegebiet der Naturschutzpark «Wilsede» in der Lüneburger Heide. Er muß mit Heidschnucken beweidet werden, um die aufkommenden Jungbäume zu vernichten und die Wacholder-Heide zu erhalten (Abb. 1.3.11), sonst stellt sich Kiefernanflug ein (Abb. 1.3.12).



Abb. 1.3.12: *Calluna*-Heide mit Kiefernanflug *(Pinus sylvestris),* der zur allmählichen Bewaldung führt.



Abb. 1.3.11: Wacholderheide *(Juniperus communis)* im Naturschutzpark Wilsede (Lüneburger Heide). Am vorderen Busch Verbißspuren durch Heidschnucken (Schafe).



Die ursprüngliche Entwaldung dieses Gebietes ist sehr alt, in neuerer Zeit spielte der große Brennholzbedarf der Lüneburger Salinen auch eine Rolle (Näheres bei Ellenberg 1982).

Als Abschluß unserer Betrachtungen bringen wir ein Schema von Böcher (1940), in dem er im Anschluß an seine Studien auf den Färöern die verschiedenen atlantischen Heidetypen zusammenfaßt (s. oben).

1.3.2 Subzonobiom (eumi) der Mitteleuropäischen Vegetation

Die weite Verbreitung der sehr extensiv genutzten Heide- und Moorgebiete im Bereich des ozeanischen Subzonobioms ist verständlich, weil Großbritannien als koloniale Weltmacht noch vor einem halben Jahrhundert nicht auf eine intensive Nutzung des Heimatbodens angewiesen war.

Im Gegensatz dazu war die relativ dichte Bevölkerung Mitteleuropas schon im Mittelalter gezwungen, die eigene Scholle als Grundlage für die Ernährung immer intensiver zu nutzen, ebenso das Brenn- und Nutzholz den eigenen Wäldern zu entnehmen. Die Folge davon ist, daß die gesamte zur Verfügung stehende Fläche, die Wälder inbegriffen, sehr intensiv genutzt werden. Durch die Flurbereinigung sind in letzter Zeit selbst kleine Reste von «Ödland» beseitigt worden. Wir haben es also mit einer rein anthropogenen Vegetation zu tun.

Ellenberg (1982) hat durchaus recht, wenn er in seinem der Vegetation Mitteleuropas gewidmeten Werk feststellt, «daß Mitteleuropa eine alte Kulturlandschaft ist und daß hier *buchstäblich kein Fleckchen unverändert seinen Naturzustand bewahren konnte*».

Die Laubwaldzone mit einer nur kurzen kalten Jahreszeit und für die landwirtschaftliche Nutzung ausreichenden Regen im Sommer wurde schon vor etwa 5 Jahrtausenden in der jüngeren Steinzeit durch ackerbau- und viehzuchttreibende Volksstämme besiedelt. Die Rodung der ursprünglichen Wälder dehnte sich während der Bronze- und Eisenzeit nur wenig aus. Größere Rodungen wurden erst wieder in der Römerzeit vorgenommen, namentlich südlich vom Limes. Aber während der Völkerwanderung im 4.–5. Jahrhundert machte sich eine rückläufige Entwicklung bemerkbar, d. h. Ackerland blieb brach liegen und bewaldete sich wieder. Erst mit dem Beginn der großen Rodungsperiode im 12. Jahrhundert nahmen die landwirtschaftlich genutzten Flächen immer mehr zu und die verbleibenden Waldflächen wurden durch Beweidung mit Schweinen oder Rindern, sowie mit Schafen und Ziegen oder durch größere Holzeinschläge für Köhlerei, Glashütten, sowie Pottasche- und Seifenherstellung, bzw. Eisenhämmer, insbesondere aber auch für Bau- und Brennholzgewinnung degradiert. Bereits im Mittelalter herrschte akuter Holzmangel.

Auf alten Stichen aus dieser Zeit erkennt man, daß die meisten Wälder aus licht stehen-

den Bäumen mit Gebüsch bestanden und sich eine Parklandschaft um die Ortschaften herum ausgebildet hatte. Diese Entwicklung haben HAUSRATH (1911) und ELLENBERG (1982) sehr anschaulich geschildert.

Waldweide und Laubstreunutzung wurden stellenweise noch bis zum letzten Krieg betrieben, z. B. im Rammert bei Rottweil (Württemberg) oder in den Bauernwäldern, auch in Österreich.

Der immer größere Holzmangel führte dazu, daß man mit der Aufforstung von Ödland bereits im Jahre 1368 begann, zuerst auf den Sandböden um Nürnberg herum. Besonders dafür geeignet erwies sich die anspruchslose Kiefer oder Föhre *(Pinus sylvestris)*, da es leicht gelingt, durch Sammeln und Darren ihrer Zapfen größere Mengen von Samen zur Aussaat zu gewinnen. Die Kiefer lieferte gutes Bauholz, an dem es fehlte. Im 15. Jahrhundert folgte Frankfurt a. M. dem Nürnberger Beispiel und die Zahl der Aufforstungen nahm allmählich immer mehr zu.

Den großen Brennholzbedarf befriedigte die Niederwald-Wirtschaft. Es waren vor allem Eichenwälder, die alle 25 Jahre geschlagen wurden und sich durch Stockausschläge regenerierten. Diese Wirtschaftsform hat sich als «Eichenschälwald» bis ins 20. Jahrhundert gehalten: Die Eichenbäume wurden im Frühjahr geschlagen, wenn sie im Saft standen, so daß die gerbstoffhaltige Rinde sich leicht abschälen ließ. Sie wurde zum Gerben von Häuten verwendet und sehr geschätzt. Erst als man zur chemischen Chromgerbung überging, gab man diese Wirtschaftsform auf. Die *Niederwaldwirtschaft* wurde häufig mit Getreidebau verknüpft, d. h. auf den Schlagflächen las man die stärkeren, für Brennholz verwendbaren Holzteile auf, um alles übrige Holz auf der Schlagfläche zu verbrennen. Die Asche breitete man dann aus und mengte sie mit der Hacke in den Boden ein. Im ersten Jahre baute man Sommerroggen an, im zweiten den anspruchslosen Buchweizen; im dritten wurde die Fläche beweidet. Inzwischen waren die Stockausschläge aus den Eichenstümpfen so weit herangewachsen, daß sie den Boden beschatteten und in den folgenden 20 Jahren wuchs der Wald wieder ungestört heran. Das waren die «Hackwälder» oder «Hauberge», die noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts im Odenwald oder Schwarzwald, aber auch im Siegerland und anderwärts noch weit verbreitet waren.

Außer den Niederwäldern spielte im 15.–16. Jahrhundert auch der *Mittelwald* eine große Rolle. Es war ein Eichen-Hainbuchenwald (Abb. 1.3.13). Die Hainbuche, die besonders leicht durch Stockausschläge verjüngt werden kann, bildete das *Unterholz* und wurde wie die Niederwälder alle 25 Jahre geschlagen, um Brennholz zu erhalten. Über die Hainbuchen ragten als *Oberholz* lichtstehende Eichen heraus, die alle 120–140 Jahre gefällt wurden und Bauholz lieferten oder als Mastbäume mit ihren Eicheln der im Wald betriebenen Schweinezucht dienten. Die Eichen regenerierten sich, wenn nach Fällen des Unterholzes die Eichenkeimlinge genügend Licht erhielten, um heranzuwachsen. Der Bedarf an Bauholz wurde außerdem frühzeitig durch besondere Waldungen gedeckt, aus denen einzelne ausgewachsene Bäume über die ganze Fläche verteilt geschlagen wurden. Das waren die Plenter- oder Femelwälder. Doch bestand bei diesen stets die Gefahr, daß sie geplündert wurden, d. h. daß man mehr Holz entnahm als nachwachsen konnte.

Die rationelle Forstwirtschaft

Eine grundlegende Veränderung erfuhr die Forstwirtschaft erst im 19. Jahrhundert durch den *Hochwaldbetrieb*, bei dem die ganze Waldfläche durch das Oberholz eingenommen wird. Sie geht auf das grundlegende Werk von H. v. Cotta «Anweisungen zum Waldbau» (1816) zurück. In diesem wurde der Waldbau mit dem Ackerbau verglichen. Der «Holzacker» diente als Modellvorstellung. Als Aufgabe der Forstwirtschaft wurde angesehen, *aus Waldungen den größten Nutzen nachhaltig zu erzielen*, d. h. das perfektionistische Ertragsdenken wurde für die Forstwirtschaft maßgebend. Zugleich wurde eine strenge Trennung zwischen den forstlich und den landwirtschaftlich genutzten Flächen vorgenommen und die ersteren der staatlichen Forstverwaltung unterstellt. Das hatte zur Folge, daß die heutigen Wälder fast ausschließlich auf Böden wachsen, die landwirtschaftlich weder als Äcker noch als Wiesen oder Weiden genutzt werden können. Es sind vor allen Dingen flachgründige Böden in Hanglagen oder auf schweren, staunassen Böden, bzw. auf sehr nährstoffarmen Sandböden. Dies ist mit ein Grund für die Anfälligkeit der heutigen forstwirtschaftlichen Monokulturen. Höchsterträge auf relativ armen Böden lassen sich mit dem Prinzip der Nachhaltigkeit nicht vereinen. *Die zonalen Böden werden landwirtschaftlich genutzt.* Die

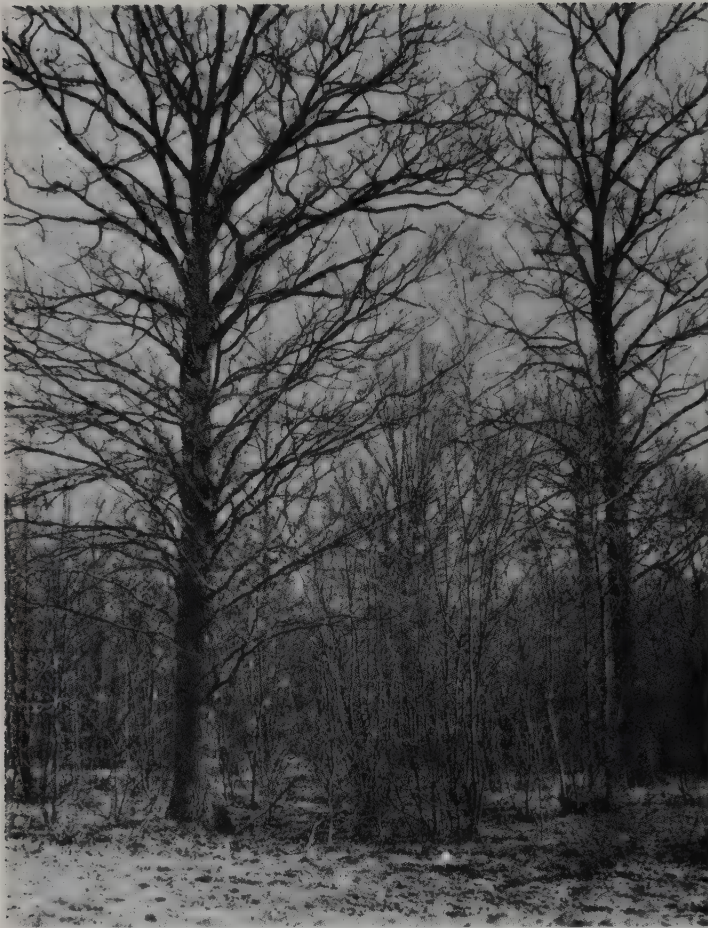


Abb. 1.3.13: Typischer Mittelwald im Winter: Oberholz aus Eichen-Kernwüchsen, Unterholz aus Hainbuchen-Stockausschlägen (Foto R. JAHN aus WALTER 1979).

Waldböden entsprechen eher verschiedenen Pedobiomen.

Viele Böden sind sekundär flachgründig gewordene Flächen als Folge der Bodenerosion, die schon während der großen Rodungsperiode bei allen Ackerflächen in Hanglagen einsetzte und das Abflußsystem, also das Flußnetz, völlig veränderte (Einschneiden der Flüsse, alluviale Ablagerungen in Tälern und Flußmündungsgebieten), was namentlich durch die Flußkorrektionen die Hochwasserfluten verstärkte.

Die Wirtschaftsform der rationellen Forstwirtschaft ist, wie gesagt, der Hochwald: d. h. man läßt den angesäten oder angepflanzten Wald zur vollen Höhe heranwachsen. Das Holz wird erst geerntet, wenn der Holzzuwachs mit dem Altern der Bäume nachläßt. Die normale Umtriebszeit ist für Nadelholz etwa 80 Jahre, für Laubholz 100–120 Jahre. In diesem Alter wurden die Wälder, die wie Getreideäcker gleichaltrige Monokulturen waren, auf relativ großen, einheitlich bewirtschafteten Flächen geschlagen. Die Verjüngung der Waldbestände auf Kahlschlägen erfolgte künstlich durch Aussaat oder Anpflanzungen, oder aber auch durch Naturverjüngung, z. B. bei Buchen- und Tannenwäldern. Die Pflanzung wird heute bevorzugt, weil sie sicherer ist: Die Unkrautbekämpfung ist leichter und man spart die unproduktiven Jugendjahre mit geringem Holzzuwachs.

Die Setzlinge werden im Forstgarten vorgezogen und ausgepflanzt, wenn sie bei Nadelhölzern 10–30 cm, bei Laubhölzern 20–150 cm groß sind.

Die Naturverjüngung wird dagegen durch Samenabfall von Mutterbäumen durchgeführt. Zu diesem Zweck wird der Altbestand, z. B. ein über 100jähriger Buchenwald, durch Vorbereitungshiebe zunächst etwas gelichtet, damit die ausgewählten Mutterbäume zum Samentragen angeregt werden. Nach einigen Jahren wird dann durch den Besamungshieb eine Lich-

tung des Kronendaches auf etwa 60–70% erreicht, damit die keimenden Samen genügend Licht erhalten, ohne daß eine Verunkrautung eintritt. Es folgen weitere Lichtungshiebe, die dem Jungwuchs zum weiteren Gedeihen mehr Licht zuführen, ohne sie des Schutzes gegen Frost oder gegen Sonnenbrand bei Dürre durch den Schirm der alten Bäume zu berauben.

Hat sich der ganze Boden dicht mit dem Baumjungwuchs bedeckt, dann wird durch den Räumungshieb die Verjüngung nach etwa 10–15 Jahren beendet.

Die einheitlich auf verschiedene Weise verjüngten Flächen bilden die heutigen Wirtschaftswälder, die bis zur Hiebreife sorgsam gepflegt werden. Auch darauf müssen wir eingehen, um zu zeigen, daß es naturnahe Wirtschaftswälder heute nicht gibt. *Naturnah sind nur die Baumarten,* wenn sie im Forstgebiet einheimisch sind. Die Pflegehiebe dienen dazu, um bei Monokulturen aufgekommene andere Baumarten auszumerzen oder bei Mischbeständen die gewünschte Artenkombination herbeizuführen. Außerdem muß mit zunehmendem Alter die Zahl der Stämme alle 3–5 Jahre verringert werden. Denn der Bestand wird stets möglichst dicht gehalten, damit die jungen Bäume rasch in die Höhe wachsen, schlank bleiben und die unteren Seitenäste, die wenig Licht erhalten, abwerfen. Dadurch kann man in den Sägemühlen astfreie wertvolle Bretter erhalten. Mit zunehmendem Alter braucht die Krone von einem Baum immer mehr Raum. Im Urwald sterben die unterdrückten Bäume infolge des intraspezifischen Wettbewerbes ab. Der Förster kommt dem zuvor, indem er rechtzeitig bei jeder Durchforstung die unterdrückten, aber auch die kranken oder krummstämmigen Bäume entfernt und auf diese Weise einen beachtlichen Vorertrag an Holz erzielt, das sonst vermodern würde. Zugleich wird das Wachstum der herrschenden Stämme gefördert. Nach einiger Zeit, wenn das Kronendach sich wieder geschlossen hat, wird die nächste Durchforstung fällig, bei der immer stärkere Stämme geerntet werden. Vom 40. Jahre an entfernt man nur noch kränkelnde Bäume. Alle Vorerträge zusammen können ein Viertel bis ein Drittel des endgültigen Abtriebes beim Kahlschlag erreichen. Kurz zusammengefaßt kann man sich über die Grundlagen des forstlichen Waldbaus bei Hufnagl und Puzyr (6. Auflage 1980) oder ausführlicher bei Mayer (3. Auflage 1984) unterrichten.

Diese wenigen Hinweise waren notwendig, um zu zeigen, daß die heutigen, meist noch aus Kahlschlägen hervorgegangenen Altbestände *solche durch den Menschen geschaffenen Forste sind.* Von den natürlichen Wäldern unterscheiden sich diese durch folgende Merkmale:

1. Es sind gleichaltrige, auf größeren Flächen homogene Monokulturen (selten Mischbestände aus wenigen Arten). Die Urwälder sind dagegen extrem heterogen (homogener nur auf Brandflächen) und verschiedenaltrig.

2. Der intraspezifische Wettbewerb wird bei Forsten vermieden, die Zusammensetzung und Struktur der Baumschicht bestimmt der Förster.

3. Kranke Bäume werden entfernt, es bleibt kein totes Holz liegen, wodurch zahlreiche ökologische Nischen des Urwaldes verloren gehen und die Artenvielfalt der Lebensgemeinschaften stark abnimmt; außerdem verarmt das Ökosystem an Mineralstoffen, wenn diese durch Verwitterung des Mutterbodens nicht genügend nachgeliefert werden.

4. Der bewirtschaftete Wald ist kein ungestörtes Ökosystem. Jeder Kahlschlag beendet den normalen Stoffkreislauf. Es entstehen völlig andere Schlagflächen-Lebensgemeinschaften. Auch die Bodenflora und Bodenfauna werden in Mitleidenschaft gezogen, denn das Mikroklima wird völlig verändert. Die Wurzelkonkurrenz der Bäume fällt plötzlich aus (vgl. Bd. 1, S. 110). Die Humusschicht wird rascher zersetzt und reichert sich oft mit mineralisiertem, also leicht aufnehmbarem, aber auch auswaschbarem Stickstoff an. Es beginnt eine sekundäre Sukzession nach jedem Kahlschlag von neuem, d. h. das System ist dauernden Veränderungen unterworfen.

5. Jede Durchforstung verändert die Lichtverhältnisse am Waldboden, wodurch die Krautschicht zunächst eine quantitative und mit der Zeit auch eine qualitative Veränderung erfährt, um nach dem Kahlschlag durch die Schlagvegetation abgelöst zu werden.

Als Beispiel für die Folgen einer starken Durchlichtung bringen wir folgende genaue Analyse der Krautschicht eines Eichenwaldes in Ungarn; es sollte eine Naturverjüngung durch Eicheln eingeleitet werden (Papp 1977). Die nach 2 Jahren eingetretene Veränderung ist aus Tab. 1.4 zu ersehen (A vor der Durchforstung, B 2 Jahre nach der Durchforstung):

Die Zahl der *Dactylis*-Pflanzen nahm um das 8fache zu, die Deckung um das 7fache, ähnlich auch bei *Poa.* Aber auch vorher wenig zahlreich vertretene Arten, wie *Chrysanthemum corymbosum,* nahmen zahlenmäßig um das 44fache und deren Deckung um das 34fache zu, bei *Lathyrus (Orobus) vernus* entsprechend um das 40fache und 17fache.

Tabelle 1.4: Krautschicht eines Eichenwaldes (A vor, B nach der Durchforstung).

	Zahl der Pflanzen in $10^3 \cdot ha^{-1}$		Deckung in %	
	A	B	A	B
Carex michelii	90	148	5,7	12,9
Carex montana	69	520	3,5	29,5
Chrysanthemum corymbosum	0,08	3	0,1	3,4
Dactylis glomerata ssp.	39	310	41	29,0
Festuca heterophylla	25	150	1,0	9,0
Fragaria vesca	2,3	17	0,7	5,0
Galium schultesii	13	93	40	19,2
Lathyrus niger	0,9	3,4	0,7	2,9
Lathyrus vernus	0,2	8,0	0,3	5,1
Melica uniflora	303	390	3,9	6,5
Poa nemoralis	976	8000	6,6	50,8
Andere Arten	20	161	1,4	29,8
Gesamt	1540	9775	32,0	203,1

Die oberirdische Phytomasse von *Poa* erhöhte sich um das 33fache, die von *Dactylis* um das 26fache, die unterirdische um das 14fache. Auch die teilweise Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz dürfte zu dieser sprunghaften stärkeren Entwicklung beigetragen haben.

Daraus folgt, daß die Forstwirtschaft auf indirekte Weise *auch ständig die Krautschicht stark beeinflußt* (ganz zu schweigen von den direkten Einwirkungen durch Spritzungen oder Düngungs- und Kalkungsmaßnahmen). Die Krautschicht trägt somit ebenfalls anthropogenen Charakter, was besonders krass in Erscheinung tritt, wenn nach einer Umtriebszeit die künstliche Verjüngung mit einer anderen Baumart erfolgt, im extremen Fall durch Fichtenanbau.

Wir werden im Abschnitt Zonobiom VIII (p. 405) eine 15jährige Untersuchung über die Wettbewerbsverhältnisse in einem natürlichen Nadelwald kennenlernen, aus der hervorgeht, daß *die Baumschicht die Ökologie des Gesamtbestandes bestimmt.* Sie beeinflußt die Licht- und Temperaturverhältnisse am Waldboden; die Humusschicht des Bodens entsteht aus der Laubstreu der Bäume; die Baumwurzeln entnehmen dem Boden die Wassermengen und Nährstoffe, die sie brauchen, d. h. die Waldkräuter müssen sich mit dem begnügen, was für sie übrigbleibt (an Licht, Wasser, Nährstoffen). Das gilt auch für die Laubwälder nur mit geringen graduellen Unterschieden (vgl. z. B. das Fagetum nudum, Bd. 1, p. 119) und für alle forstlich bewirtschafteten Wälder. Zwar wird der Förster im eigenen Interesse die Baumarten bevorzugen, die unter den gegebenen Klima- und Bodenverhältnissen am besten gedeihen – das sind die im Gebiet standortgemäßen Arten – aber die wirtschaftlichen Gesichtspunkte sind doch meist ausschlaggebend.

Im Mittelalter wurde die für die Schweinemast so wichtige Eiche begünstigt, die auch gutes Bauholz lieferte. Durch die Einführung des Kartoffelanbaus im 18. Jahrhundert wurde die Waldmast der Schweine durch die Stallmast ersetzt und man gab der Buche als Brennholzlieferantin den Vorzug. Als Nutzholz verwendete man Kiefernholz. Denn die vielen kahlen Flächen konnten leicht mit der anspruchslosen Kiefer aufgeforstet werden. Nachdem jedoch die Steinkohle das Brennholz ersetzte, verlor auch die Buche ihre wirtschaftliche Bedeutung und die Kahlschläge wurden vielfach mit Fichte aufgeforstet. Es begann die «Verfichtung» unserer Wälder. Die Holzerträge der Fichtenbestände sind höher, weil die Umtriebszeit nur 80 Jahre beträgt und die Fichte pro Hektar mehr Nutzholz in m^3 liefert als die Laubhölzer und auch die Kiefer. *Die Begünstigung der Fichte war von vornherein ein Risiko.* Diese Art des borealen Zonobioms VIII oder der hochmontanen Gebirgsstufe in Mitteleuropa macht in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet während der langen kalten Winter eine Ruhezeit durch und sie braucht eine feuchte Sommerzeit. In den milden Wintern Mitteleuropas tritt die Winterruhezeit nicht ein (vgl. Bd. 1, S. 159) und sie wird rotfäuleanfällig. Noch gefährlicher sind infolge des flachen Wurzelsystems trockene Sommer. Diese

hatten bereits 1947 und 1949 ein Fichtensterben ausgelöst. Der Sommer 1983 und 1984 war für die Fichte noch ungünstiger. Dazu kommt jetzt die Luftverschmutzung mit veränderten Umsetzungsvorgängen in der Atmosphäre, wie etwa Ozon- und Photooxidantien-Bildung, sowie der Saure Regen usw., Faktoren, die es früher in diesem Ausmaße nicht gab. Das Forststerben nimmt deshalb über frühere lokale Bereiche hinaus heute immer katastrophalere Ausmaße an.

An den Stümpfen der abgestorbenen Bäume läßt sich feststellen, daß die Breite der Jahresringe oft schon vor 1–2 Jahrzehnten plötzlich abnahm, wodurch die Wasserversorgung der Nadeln gefährdet wird und sie schließlich vertrocknen.

Der Forstwirt ist, wenn er eine neue Art oder Sorte in Kultur nimmt, gegenüber dem Landwirt in einer viel ungünstigeren Lage. Die Landwirtschaft hat eine einjährige Umtriebszeit. Wenn ein Versuch unter verschiedenen Witterungsverhältnissen 10 Jahre wiederholt wird, so ist er schon aussagekräftig. In der Forstwirtschaft ist die Umtriebszeit rund 100 Jahre. Schon beim Provenienzversuch genügt ein Vergleich der Wuchsleistung im Laufe von 10 Jahren nicht. Denn die verschiedenen Provenienzen verhalten sich im Jugendstadium und im Reifestadium oft sehr unterschiedlich. Deswegen ist auch der Anbau von Exoten stets sehr risikoreich: Lärchen im Tiefland leiden oft unter dem Lärchenkrebs, Douglasienanbau ist immer noch fraglich, der anfangs so erfolgreiche Anbau von Weymouthkiefern *(Pinus strobus)* wurde durch den Blasenrost zunichte gemacht.

Bei der Fichte kommt hinzu, daß ihre Streu sehr langsam abgebaut wird, sie reichert sich in Monokulturen am Boden an, die in ihr enthaltenen Nährstoffe werden blockiert. Unterwuchs fehlt bei dichter Pflanzung meist ganz. Der Stoffkreislauf der Nährstoffelemente wird somit unterbrochen, es kommt zur Rohhumusbildung.

Die nächste Generation leidet zunehmend unter Nährstoffmangel. Dadurch wird die Nachhaltigkeit infrage gestellt, zumal außerdem die Windbruchgefahr bei den unnormal schlanken Stämmen nur mit einer Wipfelkrone weit oben bei bögigen Westwinden sehr groß ist.

Man kann die Fichtenmonokulturen ökologisch nicht als Lebensgemeinschaften bezeichnen, eher als Holzäcker. Ungelöst ist die Frage, ob die sehr wichtige Mykorrhiza bei den Kunstbeständen der von natürlichen entspricht (MEYER 1984, 1985).

Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß alle diese ungünstigen Faktoren jetzt bei der zweiten oder dritten Fichtengeneration verstärkt auftreten oder bestimmte Schwellenwerte jetzt scheinbar plötzlich überschritten sind. Auch der technisch und für die Bewirtschaftung sowie die Planung so günstige Kahlschlagbetrieb hatte sich nach einem Jahrhundert als so nachteilig erwiesen, daß er abgeändert werden mußte. Die Schlagflächen werden jetzt möglichst klein gehalten, damit der Jungwuchs von dem Altbestand beschirmt wird:

Die Abb. 1.3.14 zeigt schematisch die Grundformen des Saumschlags und des Femel(Plenter)-schlags. Bei ersterem werden lange schmale Streifen geschlagen, was das Herausholen der geschlagenen Stämme erleichtert; mit Aufkommen des Jungwuchses wird in den nächsten Jahren der Saum langsam erweitert. Beim Femelschlag wird die Verjüngung auf verschiedenen kleinen Flächen vorbereitet und dann sukzessive ringförmig erweitert, so daß mit der Zeit eine Reihe von Verjüngungskegeln entsteht. In beiden Fällen lassen sich Monokulturen leicht durch Einpflanzung anderer Arten in Mischkulturen umwandeln, was heute allgemein angestrebt wird. Denn diese sind weniger

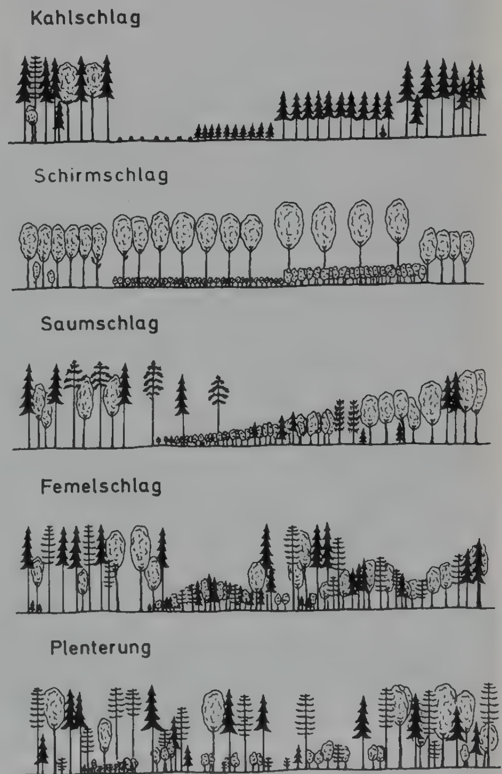


Abb. 1.3.14: Verschiedene forstliche Bewirtschaftungsformen der Wälder in Mitteleuropa (nach MAYER 1984).

anfällig und die Nachfrage nach bestimmten Holzarten ist 100 Jahre im voraus nicht vorhersehbar. Auch der Erholungswert von Mischwäldern ist höher.

Heute setzt sich in der Forstwirtschaft immer mehr die Ansicht durch, daß die Natur kein Schema kennt und daß man teilweise *auf einen maximalen Ertrag verzichten muß, da dieser stets mit einem gewissen der Nachhaltigkeit entgegenwirkenden Raubbau verbunden ist*. Man sollte dem ökologisch geschulten Förster die Freiheit geben im Gelände je nach Relief und der technischen Möglichkeit die verschiedenen Anbaumethoden abzuändern. Somit werden die homogenen Altbestände bald der Vergangenheit angehören.

Den natürlichen Wäldern am nächsten steht der risikoarme *Dauerwald als Plenter- oder Femelwaldbetrieb* mit Einzelstammnutzung (Abb. 1.3.15). Bei diesem bleibt der Blattflächenindex immer gleich, so daß ein unproduktives Jugendstadium auf Verjüngungsflächen wegfällt. Das Ökosystem wird weniger gestört, aber die Schwierigkeit besteht in der Herausbringung der geschlagenen Einzelstämme. Der Großeinsatz von Maschinen ist nicht möglich. Der Holzvorrat muß periodisch überprüft werden, um eine Ausplünderung des Bestandes durch zu starke Nutzung zu verhindern (Möller 1922).

In einzelnen Privatwäldern wird diese alternative Forstwirtschaft mit gutem wirtschaftlichem Erfolg durchgeführt. Sie verlangt jedoch ein besonders gutes ökologisches Einfühlungsvermögen und Handlungsfreiheit der unteren



Abb. 1.3.15: Ungleichaltriger Buchen-Plenterwald mit Einzelstammnutzung als Dauerwald ohne Schlagflächen. Sachsenwald, Forstamt Friedrichsruhe (Foto R. Jahn, aus Walter 1979).

Forstbeamten, was eine Planung der Bewirtschaftung von großen staatlichen Forstflächen von einer Zentrale aus erschwert. Eine mehr individuelle Behandlung der einzelnen Waldbestände ist insbesondere in Mitteleuropa notwendig. Große einheitliche Waldbiotope fehlen hier, denn die Wälder stocken auf für die Landwirtschaft nicht nutzbaren, kleinräumig gegliederten Flächen mit steinigen, sehr heterogenen Böden oder auf staunassen Flächen. In seiner Übersicht der Wälder Europas schreibt H. MAYER (Waldbau, 3. Auflage 1984, S. 17):

«Nirgends in Europa existiert ein so kleinflächiges Standorts- und Gesellschaftsmosaik trotz der eingeschränkten planar-montanen Höhenamplitude. Die natürlichen Gesellschaften sind durch anthropogenen Einfluß seit Jahrtausenden differenziert bis zu Forstgesellschaften abgewandelt worden mit flächiger Dominanz der nur lokal standortsheimischen Fichte und Kiefer.»

Die Erforschung der heutigen Vegetation Mitteleuropas

Die Ausführungen über die Forstwirtschaft sollten zeigen, daß die heutigen Wälder Mitteleuropas bewirtschaftete Forste sind, also anthropogene Pflanzengemeinschaften. Denn die Krautschicht der Wälder hängt unmittelbar von der Zusammensetzung und Struktur der Baumschicht ab, die der Förster bestimmt. Die Gliederung der anthropogenen Pflanzendecke wird in Mitteleuropa nach wirtschaftlichen Gesichtspunkten geprägt, d. h. durch den pro Hektar erzielbaren höchsten Geldertrag. Letzterer ist bei intensiver landwirtschaftlicher Nutzung am höchsten. Deshalb findet man heute auf zonalen, tiefgründigen Böden nur Intensivkulturen des Garten- und Ackerbaus mit Ackerunkräutern. Nicht ackerfähige Böden in Hanglagen oder zu nasse in den Flußtälern, die oft durch Hochwasser gefährdet sind, werden als Grünland bewirtschaftet, und zwar intensiv als Wiesen und Viehweiden oder extensiver als einmähdige Wiesen oder Schafweiden, z. B. auf flachgründigen Humus-Karbonatböden oder auf ärmeren Böden der sekundären Zwergstrauchheiden. Gewisse Verschiebungen zwischen Acker- und Grünlandflächen finden auf Grund von wirtschaftlichen Erwägungen (Marktpreise, Arbeitslöhne etc.) statt. Die übrigen landwirtschaftlich nicht nutzbaren Flächen werden forstlich genutzt; ungenutztes «Ödland» mit weniger beeinflußten Vegetationsresten gibt es praktisch kaum noch. Ein immer größerer Anteil der Fläche, z. T. auch bestes Ackerland, scheidet als Bauland oder für Verkehrszwecke, Sportplätze, als Industriegelände usw. gänzlich aus. Die Verstädterung der Landschaft greift in letzter Zeit trotz aller Umweltschutzbeteuerungen beängstigend rasch um sich. Eine gewisse Abhängigkeit der Landnutzung von den natürlichen Umweltfaktoren besteht natürlich weiter und um so stärker, je extensiver die Kulturen sind. Aber man versucht diese Abhängigkeit auch von der wechselnden Witterung immer mehr abzubauen: durch Meliorationsmaßnahmen, stärkeren Einsatz von Düngemitteln oder chemischen Bekämpfungsmitteln, Bodenbearbeitung, Beregnung, Abdeckung mit Folien bis zu Gewächshauskulturen. Immerhin gibt es noch Pflanzen- und Tierarten, die sich dem direkten Einfluß des Menschen entziehen und sich seinen Maßnahmen anpassen, nur wird ihre Zahl immer kleiner.

Wenn man von Naturschutz spricht, so versteht man unter «Natur» die idyllische Kulturlandschaft Ende des vorigen Jahrhunderts, die bis zur Mitte unseres Jahrhunderts noch im wesentlichen erhalten blieb mit der geordneten Abwechslung von Äckern, Wiesen, Obst- und Weingärten sowie Wäldern, aber auch extensiv genutzten Weiden und kaum genutzten Feuchtbiotopen oder Ödland, mit dörflichen Siedlungen ohne Hochbauten, ohne Autobahnen und industriellen Großbauten. Diese Landschaft will man schützen. Die wirkliche Natur läßt sich mit keinerlei Kunstgriffen wieder herstellen.

Aber auch diese Landschaft ist durch den Einsatz von Maschinen in der Land- und Forstwirtschaft, durch die Technisierung der Viehhaltung in fabrikähnlichen Gebäuden und die Verstädterung der Siedlungen auf dem Lande und der Touristen- sowie Erholungsorte sehr gefährdet.

Selbst die anthropogenen Gesellschaften, mit denen die Pflanzensoziologen sich beschäftigten, sind durch den Einsatz der Herbizide und die Flurbereinigung kaum noch zu finden.

Die Pflanzengemeinschaften sind ökologische Einheiten, eingebettet in den komplizierten Stoffkreislauf und Energiefluß des ganzen Ökosystems. Artenlisten von kleinen, subjektiv ausgewählten Flächen genügen nicht. Gegen die Betätigung der Pflanzensoziologen im Rahmen der Heimatkunde ist nichts einzuwenden. Sie regen die Naturliebhaber an, sich im Gelände genauer mit den verschiedenen Pflanzenarten zu

beschäftigen und sie selbst im nichtblühenden Zustand zu erkennen.

Nur läßt sich daraus nicht der dauernd wiederholte Anspruch ableiten, daß ihre Methode berufen ist, die wissenschaftliche Grundlage einer weltweiten Vegetationskunde zu bilden und darüber hinaus der Forst- und Landwirtschaft äußerst nützliche Erkenntnisse zu vermitteln.

Besonders deutlich betont wird diese Einstellung, wenn die Verdienste der Pflanzensoziologie aus Anlaß des 50jährigen Jubiläums ihres Bestehens unter Hinweis auf die Hunderttausende vorliegender Bestandsaufnahmen in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Bd. 95, 389–390, 1982) mit folgenden Worten gerühmt werden:

«Schon allein damit wurde ein ökologisch auswertbares Dokumentationsnetz geschaffen, wie es weder in den U.S.A noch in der Sowjetunion verfügbar ist und auch in den Tropengebieten fehlt.»

Bei der durchschnittlichen Größe der subjektiv ausgewählten Probeflächen für eine Bestandsaufnahme von 100 m^2 wird mit hunderttausend Aufnahmen nur eine Fläche von 10 km^2 erfaßt, was für die Beurteilung der gesamten Pflanzendecke selbst in der Bundesrepublik kaum ausreicht. Die beigefügte Weltkarte soll aber die weltweite Bedeutung der Pflanzensoziologie suggerieren.

Es fragt sich, was ein Ökologe mit solchen Pflanzenlisten ohne genaue Angaben über die menschlichen Eingriffe und ohne Messungen der Biotopverhältnisse anfangen soll. Für ihn ist die Untersuchung *konkreter Ökosysteme im Gelände* die Voraussetzung für seine ökologischen wissenschaftlichen Erkenntnisse.

Was auf diesem Gebiet in der Sowjetunion geleistet wurde, das wollen wir denen, die ökologische Arbeiten in Russisch nicht lesen können, in diesem Bande (allerdings nur kurz zusammengefaßt) unter anderem mitteilen.

Fragen wir uns, wie die natürliche, mitteleuropäische Vegetation, die vor allem aus Urwäldern bestand, zusammengesetzt war, bevor sie durch den Menschen verändert wurde, so können wir gewisse Anhaltspunkte von der Pollenanalyse (Palynologie) erhalten.

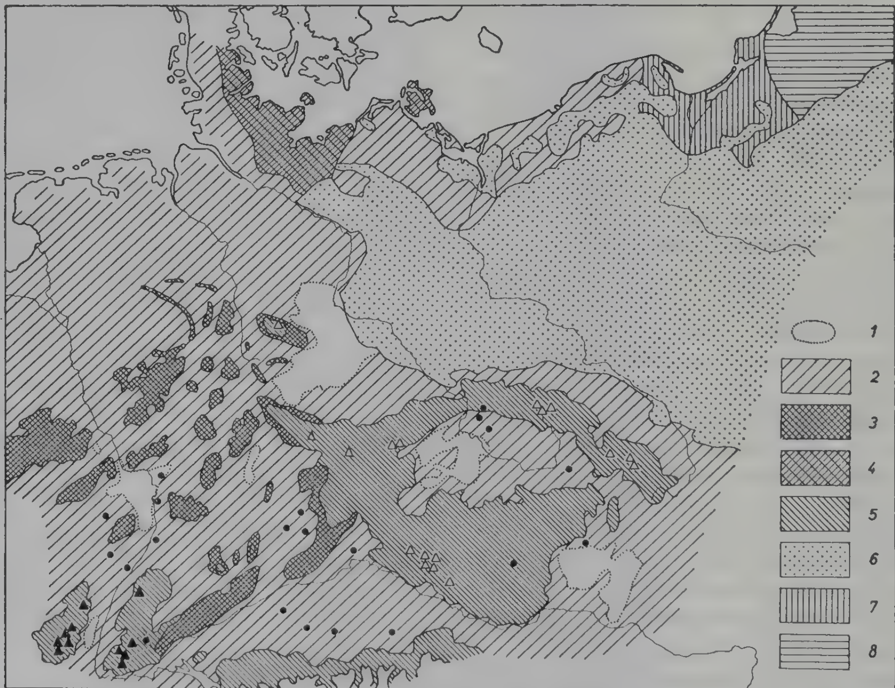


Abb. 1.3.16: Zusammensetzung der natürlichen Baumschicht der Wälder Mitteleuropas vor Beginn der historischen Zeit auf Grund der pollenanalytischen Untersuchungen entworfen von F. Firbas 1949 (aus Walter-Straka 1970). 1 Trockengebiete (Jahresniederschlag < 500 mm) mit Eichenmischwälder (ohne Buche), 2 Buchenmischwälder der tieferen Lagen (z. T. Eiche überwiegend), 3 Buchenbergwaldgebiete, 4 Buchengebiete (kiefernarm), 5 Buchenwälder der montanen Höhenstufen mit Tanne (z. T. mit Fichte △) und ▲ subalpine Buchenwälder, 6 Kiefernwälder mit Eiche auf Sandböden, 7 Hainbuchenwald, 8 Hainbuchenwald mit Fichte, ● Kiefern lokal dominierend.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die zonale Vegetation in Mitteleuropa der Laubwald war und daß dieser den weitaus größten Teil auch der Mittelgebirge bedeckte.

Firbas (1949) hat auf Grund aller vorliegenden Pollenspektren aus Mitteleuropa eine Karte entworfen von der Verbreitung der wichtigsten Baumarten, auf Grund ihres Pollenanteils zu Beginn der historischen Zeit, also etwa vor 2000 Jahren, als die Besiedlung noch relativ kleine Flächen in Anspruch nahm (Abb. 1.3.16).

Aus dieser Karte geht hervor, daß die Buche *(Fagus sylvatica)* die vorherrschende Baumart war. Ihr Pollenanteil nahm nach der Wärmezeit des Postglazials ständig zu.

Eine Ausnahme bildeten:

1. Die ausgedehnten Sandgebiete (Psammobiome) in den Urstromtälern im Osten der mitteleuropäischen Niederung, in denen die Kiefer und daneben die Eiche die Hauptrolle spielten.
2. Der nordöstlichste Teil der Niederung schon außerhalb des Buchenareals, wo die Hainbuche und nördlicher bereits die Fichte vorherrschten.
3. Die nordwestliche Meeresküste mit hohem Grundwasserstand, der die Eiche und Erle begünstigte.
4. Die trockensten, tiefsten Teile Mitteleuropas (Magdeburger Börde mit Schwarzerdeböden, Thüringisches-, Böhmisches-, Mährisches- und Mainzer-Becken), die klimatisch der Buche nicht zusagen, wohl aber der Eiche.
5. Die allerhöchsten Gebirgslagen der Mittelgebirge, in denen sich im Osten die Fichte und Tanne beimischten, im Hochschwarzwald sowie in den Vogesen dagegen nur letztere.

Wiesen gab es damals vielleicht nur um Biberdämme, sonst aber nicht, sondern nur Erlenbrücher; in den Flußtälern wuchsen ausgedehnte Auenwälder und Niedermoore.

Die zweitwichtigste Baumart war die Eiche, in tiefen Lagen *Quercus robur,* in den unteren Lagen der Gebirge mehr *Quercus petraea.* In Eichenmischwäldern kamen Linde, Ulme und andere Baumarten hinzu.

Die Hainbuche *(Carpinus betulus)* spielte keine Rolle; ihre heutige weite Verbreitung verdankt sie als ausschlagfähige Baumart der Mittelwald-Bewirtschaftung. Alle anderen Baumarten kamen mehr zerstreut vor oder werden als entomogame, d. h. durch Insekten bestäubte Arten, von der Pollenanalyse nicht erfaßt.

Sehr viel mehr läßt sich über die natürlichen Wälder Mitteleuropas nicht sagen. Die Zusammensetzung und die Struktur der anthropogenen Pflanzendecke Mitteleuropas in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts wurde von Ellenberg (1982) eingehend beschrieben, wobei mit besonderer Sorgfalt die feinsten Einzelheiten behandelt werden. Aber auch von dieser Vegetation sind heute nur Reste vorhanden. Die Technisierung der Forst- und Landwirtschaft, der Einsatz von Großmaschinen und die Flurbereinigung sowie die Bebauung immer größerer Flächen hat in den letzten Jahrzehnten zu einer Zersiedlung der gesamten, früher harmonischen Landschaft geführt, so daß die neuerlichen Bemühungen, kleinflächig künstliche Natur zu schaffen, sich nur langsam auswirken dürften.

Die Ökologen können die sterbende Natur nicht mehr retten, sondern nur das Ende hinausschieben. Die Technik bildet immer neue Metastasen nicht nur in Mitteleuropa, sondern in der ganzen Welt. Die Großräume, insbesondere in Nordasien, haben jedoch immer noch große Naturreserven, die in Mitteleuropa fehlen.

1.3.3 Subzonobiom (miru) der Laubwälder Osteuropas

Anders als in Mitteleuropa ist die Lage in Osteuropa, wo die Laubwälder zwar auch weitgehend gerodet wurden, es aber noch genügend Waldreste mit unveränderter Zusammensetzung der Baumschicht gibt, aus denen die klimatisch bedingte Verbreitung der Baumarten klar hervortritt. Die Erstreckung der Laubwaldzone von West nach Ost erreicht fast 2000 km, wobei die Kontinentalität bis zu den Vorbergen des Uralgebirges ständig zunimmt (vgl. p. 3).

Diese Laubwälder bilden das ZB VI im südlichsten Teil der noch humiden Klimazone Osteuropas. Von dem ZB VII – der Steppe – sind sie durch das Zono-Ökoton VI/VII – der Waldsteppe – getrennt, von dem ZB VIII – der borealen Taiga – durch das Zono-Ökoton VI/VIII – der boreo-nemoralen Mischwaldzone, das im Westen sehr breit ist und bis zum Finnischen Meerbusen reicht, nach Osten dagegen am Westhang des Urals auskeilt (vgl. Karte vor Titelseite).

Dem Klimagefälle entsprechend verläuft die Nordgrenze des ZB VI in Osteuropa von etwa 49 °N im Westen zum 56 °N im Osten; die Südgrenze von etwa 46 °N im Westen zum 54 °N im Osten. Nur am etwas niederschlagsreicheren

Westhang des Urals reicht der Laubwald nach Süden bis über den 52° N hinaus. Die frühere Verbreitung konnte auf Grund der noch erhaltenen, nur sehr leicht podsolierten Braunen Waldböden im Karpatengebiet und östlicher der Grauen Waldböden (vgl. p. 155) rekonstruiert werden. Die Laubwälder sind im Süden inselartig auch noch in der Waldsteppe verbreitet. Im von der Ostsee beeinflußten milderen Klima des Baltikums waren früher einzelne Vorkommen im Bereich des ZÖ VI/VIII vorhanden.

Die heutige Verbreitung der Laubwälder ist kartographisch genau erfaßt. Die Restbestände der Wälder, die zum größten Teil auf tiefgründigen Böden stockten, bedecken nur wenige Prozent der ursprünglichen Fläche. Größere Waldmassive sind als Erlenbruchwälder in dem Pripyet-Becken (Abb. 1.3.17, Sign. 1) erhalten, als Hartholzwälder an der polnischen Grenze im großen Naturschutzpark (Byalowyeshskaya Pushcha), oder westlich von Tula, um Pensa, auf dem rechten hohen Ufer der Wolga bei Kuybyshev und südlicher, sowie im Süduralgebirge. Aber auch sonst sind noch viele kleinere Waldgebiete mit ursprünglicher Zusammensetzung der Baumschicht vorhanden, die es erlauben, die Veränderung ihrer floristischen Zusammensetzung in Abhängigkeit vom Klima von Westen nach Osten und von Norden nach Süden festzustellen.

Wir bringen eine Verkleinerung der genauen Karte 1 : 7 500 000 ohne die feinere Untergliederung nach dem Unterwuchs auf Abb. 1.3.17.

Die submediterranen Wälder mit *Quercus pubescens* kommen nur ganz im SW, bis zum Dnyestr vor (ein Waldbestand ist südlich von Kishenev (Ki) mit der Signatur 8 eingetragen). Im tiefen Dnyestr-Canyon wachsen, geschützt vor den kalten Winterstürmen, eine ganze Reihe submediterraner Elemente: *Quercus pubescens, Pirus elaeagnifolia, Prunus fruticosus, P. mahaleb, Tilia tomentosa, Staphylea pinnata, Cornus mas, Cotinus coggygria, Ligustrum vulgare* u. a. (sonst nur noch auf S. Krim und NW-Kaukasus, vgl. Anhang Abb. 6).

Die mitteleuropäischen Buchenwälder mit *Hedera helix, Physalis, Scopolia, Cerinthe, Primula acaulis, Scilla bifolia* u. a. sind auf das östliche, leicht erhöhte Vorland der Karpaten (Signatur 2) beschränkt.

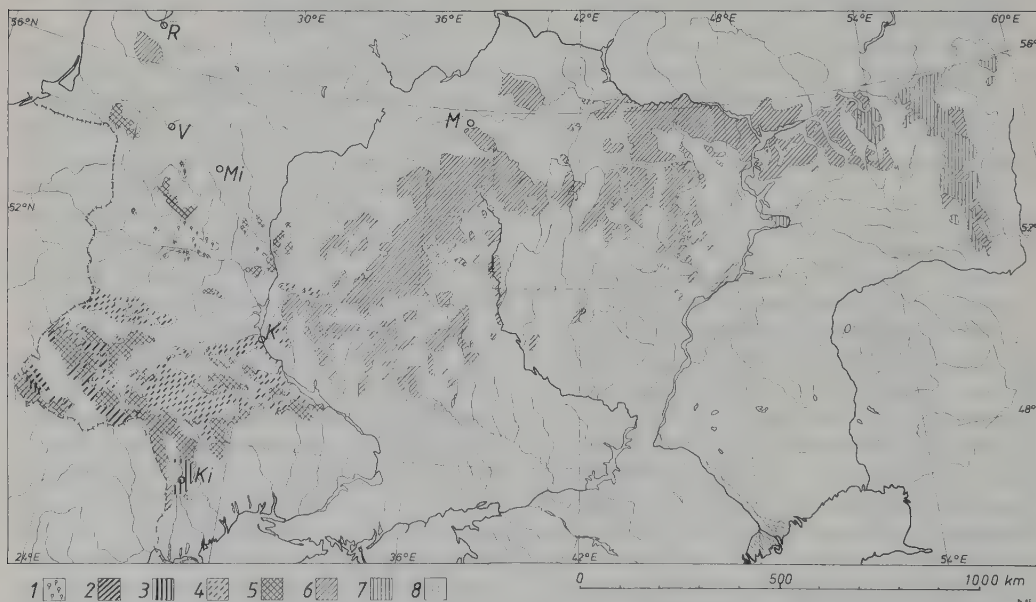


Abb. 1.3.17: Frühere Laubwaldgebiete Osteuropas (nach Rastitelnost 1982, vereinfacht gezeichnet von A. Benzig).
1 Schwarzerlenwälder (Pripyet-Niederung), 2 Buchenwälder im Vorkarpatengebiet, 3 Steineichenwälder, 4 Eichen *(Quercus robur)* – Hainbuchenwälder, 5 Hainbuchenwälder mit *Quercus petraea*, 6 Eichenmischwälder *(Quercus robur)*, 7 Lindenwälder, 8 *Quercus pubescens*-Wälder (nur südlich von Ki)
R = Riga, V = Vilyus (Vilna), Mi = Minsk, K = Kiev, Ki = Kishenev, M = Moskva (Moskau).

Auch die Traubeneiche *(Quercus petraea)* kommt nur im westlichen Teil Osteuropas vor (Signatur 3). Weiter nach Osten reichen schon die Hainbuchenwälder *(Carpinus betulus)*. Ihnen ist meist die Stieleiche *(Quercus robur)* beigemischt, wobei im Westen *Carpinus* noch dominiert (Signatur 5), östlicher dagegen mehr zurücktritt (Signatur 4), aber doch noch den mittleren Dnyepr überschreitet. *Quercus* bildet in den Hainbuchenwäldern die obere Baumschicht, *Carpinus* die untere. Daß sich trotzdem die Eiche in solchen natürlichen Wäldern ohne Eingriffe des Menschen verjüngen kann, wurde in Bd. 1, p. 124 erläutert.

Im ganzen kontinentalen Gebiet ist *Quercus robur* die dominierende Baumart, meist mit Linde *(Tilia cordata)* in der zweiten Baumschicht. Nach Süden in der Waldsteppe gehen die Eichenmischwälder in reine Eichenwälder über (Abb. 1.3.18), die ganz im Süden in den Schluchten nur noch als niedriges Gebüsch, umgeben von der Steppenvegetation, wachsen (Abb. 1.3.19).
An der Nordostgrenze und im Südural dagegen gewinnt die Linde die Oberhand und kann sogar Reinbestände bilden. Die letzten östlichsten Vorkommen der Laubwaldarten hat GORCHAKOVSKI im Uralgebiet untersucht und kartiert (vgl. WALTER 1974 S. 132 und dort Abb. 111–112). Isolierte Reliktvorkommen (wohl aus der postglazialen Wärmezeit) von *Tilia sibirica* (affine *T. cordata*) mit einem Unterwuchs aus mitteleuropäischen Elementen (*Asarum, Sanicula, Anemone nemorosa* s.l., *Asperula odorata, Dentaria*) findet man noch im Altai-Gebiet (vgl. WALTER 1974, S. 79–80).

Auch die Krautschicht der osteuropäischen Laubwälder erfährt eine Florenverarmung von Westen nach Osten.

Die Wolga ist eine wichtige Ostgrenze für viele nemorale Elemente, auch für die Esche *(Fraxinus excelsior)*.

Folgende Arten erreichen die Wolga nicht:
Sambucus nigra, Euonymus europaea, Berberis vulgaris, Primula veris, Mycelis muralis.

Galeobdolon luteum, Allium ursinum und *Hepatica triloba* (nur in den nördlichen Laubwäldern); *Lithospermum purpureo-coeruleum, Scilla sibirica, Erysimum sylvaticum* u. a. sind auf die südlichen Wälder in der Waldsteppenzone beschränkt.

Im Transwolga-Gebiet kommen sibirische Elemente hinzu, wie *Cornus (Swida) alba, Crataegus sanguinea* u. a.

Das sind nur wenige Beispiele.

Nach dem Auftreten bestimmter Florenelemente lassen sich 5 geographische Laubwaldvarianten unterscheiden:
1. die nördliche mittelrussische,
2. die südliche mittelrussische,
3. die südliche an der Wolga,
4. die Trans-Wolga-Variante,
5. die uralische.

In den nördlichsten Laubwäldern (Übergang zur südlichen Taiga) wächst schon die Fichte *(Picea abies)* in der oberen Baumschicht und in der unteren *Tilia cordata, Acer platanoides* und *Populus tremula*. In der Strauchschicht überwiegen *Corylus, Sorbus aucuparia, Euonymus europaeus* und *Daphne mezereum;* in der Krautschicht dominiert *Oxalis acetosella* mit nemoralen Arten (*Asperula odorata, Anemone nemorosa, Pulmonaria obscura* u. a.), aber es kommen bereits einige boreale Elemente hinzu (*Majanthemum, Pyrola rotundifolia* u. a.). Die südlichen Laubwälder hatten wir in Bd. 1, p. 44–67 «Wald an der Worskla» ausführlich als Beispiel



Abb. 1.3.18: Eichenmischwald in der Waldsteppenzone (Foto B. KELLER, aus WALTER 1943a).



Abb. 1.3.19: Trockengrenze der Laubwälder: Schlehengebüsch *(Prunus spinosa)* in einem Steppentälchen der mittleren Ukraine (Foto: H. WALTER).

eines Ökosystems geschildert mit einer Artenliste des Bestands auf p. 49.

Bemerkenswert ist, daß im Transwolga-Gebiet die Eiche zunehmend durch die Linde verdrängt wird. Richtige Lindenwälder mit Beimischung von anderen Holzarten findet man auf den westlichen Vorbergen des Urals und auf den Shiguli-Höhen der Samara-Schleife der Wolga. Es handelt sich um natürliche Laubwälder. Nur südlicher in der Waldsteppe ist die Eiche wieder die vorherrschende Art und die Lindenwälder sind sekundär durch Herausschlagen der Eiche entstanden. Auf den Shiguli-Höhen besteht die Krautschicht der Lindenwälder aus *Carex pilosa* und *Aegopodium podagraria.* Im Ural kommen auch solche mit *Asperula odorata* in Hanglagen vor oder es entwickeln sich Hochstauden mit *Cacalia hastata (= Senecio sagittatus), Aconitum septentrionale, Crepis sibirica, Heracleum sibiricum* u. a.

Die floristische Zusammensetzung der einzelnen Phytozönosen wird ausführlich in dem Werk «Vegetation des Europäischen Teiles der USSR» (in Russisch), 426 pp, mit sehr vielen Kartenbeilagen behandelt (zitiert unter «Rastitelnost», 1980).

Noch ausführlicher wurden die Laubwälder der Ukraine von Kleopov (1941) untersucht und gegliedert, sowie die gesamte Vegetation sehr genau kartiert.

Kleopov unterscheidet folgende Laubwaldtypen, wobei er als Nemoretum einen Eichenmischwald ohne *Carpinus* bezeichnet, als Quercetum einen reinen Eichenwald:

1. Eichen-Hainbuchenwälder (Carpineto-Nemoreta)
2. Eichenmischwälder (Nemoreta)
3. Eichenwälder (Querceta)
   (alle durch eine Reihe von Assoziationen vertreten).

Die Eichenwälder sind die südlichsten Wälder (Abb. 1.3.17). Es gesellen sich in der Baumschicht trockenresistente Baumarten hinzu, wie *Acer campestris, Ulmus campestris, Acer tataricum;* auch Wildbirne und Wildapfel kommen häufig vor, bis schließlich in Schluchten der südlichen Waldsteppe nur noch Dornbusch-Eichenwälder *(Spinoso-Querceta)* aus schlechtwüchsigen Eichen mit Schlehe *(Prunus spinosa),* Weißdorn *(Crataegus monogyna)* und Kreuzdorn *(Rhamnus cathartica)* sowie *Rosa* spec. übrig bleiben, wobei in der Krautschicht neben einigen nemoralen Arten sich solche der Wiesensteppe einfinden. Dieses niedrige Gebüsch wird als «Bairak» bezeichnet. Solche Schlehen-Gebüsche sieht man auf Abb. 1.3.19.

Kleopov hat in der Laubwald-Krautschicht die einzelnen floristischen Geoelemente berücksichtigt, wobei er folgende unterscheidet: 1. boreale, 2. mitteleuropäische, 3. submediterrane, 4. pontische und 5. südsibirische (vgl. Abb. 1.0.1). Letztere kommen auch in Mitteleuropa vor, werden jedoch als solche nicht ausgewiesen, weil man die Flora Süd-Sibiriens nicht kennt.

Es sind Arten der lichten Birken- und Kiefernwälder in Sibirien, die dort, wie wir sehen werden, das ZÖ VII/VIII bilden. Kleopov nimmt an, daß sie sich in der ersten Phase der Postglazialzeit (der Birken-, Kiefern- und *Corylus*-Zeit) aus dem nicht vom Eise bedeckt gewesenen sibirischen Gebiet rasch nach Westen ausbreiteten und später, da sie tiefen Waldschatten nicht vertragen, an den Waldrändern gehalten haben und oft Bestandteile der anthropogenen Wiesen wurden.

Wir nennen in Mitteleuropa seltenere Arten: *Helictotrichon (Avena) pubescens, Pulsatilla patens, Viola elatior, V. stagnina, Angelica palustris, Adenophora liliifolia, Tragopogon orientalis, Crepis praemorsa.*

Andere sind in Mitteleuropa weit verbreitet: *Brachypodium pinnatum, Lilium martagon, Polygonatum odoratum (= officinale), Orchis militaris, Platanthera bifolia, Betula pendula (= verrucosa), Humulus lupulus, Silene nutans, Lychnis flos-cuculi, Silene (Melandrium) noctiflora, Dianthus deltoides, Rubus caesius, Fragaria viridis, Vicia sylvatica, Rhamnus frangula, Daphne mezereum, Viola hirta, V. montana, Pimpinella saxifraga, Pyrola media, Primula elatior, Campanula cervicaria, Inula salicina, Senecio erucifolius, Hypochoeris maculata, Leontodon autumnalis.*

Der Anteil dieser oben genannten Florenelemente ändert sich in der Krautschicht der osteuropäischen Laubwälder je nach ihrer N-S- oder W-E-Lage:

Abb. 1.3.20 zeigt zunächst die geographische Lage der untersuchten Waldgebiete und Abb. 1.3.21 die Geoelement-Spektren ihrer Krautschicht.

Man erkennt folgendes:

1. In allen Laubwäldern Osteuropas herrschen die mitteleuropäischen Elemente im weiteren Sinne stark vor,
2. die borealen Elemente spielen nur in der nordöstlichen Hälfte eine größere Rolle und fehlen im Südwesten ganz.
3. Genau umgekehrt verhalten sich die submediterranen; wenn sie außerdem noch im Süd-

osten vorkommen (vgl. 1.3.21 (15), so macht sich dort die Nähe des kaukasisch-mediterranen Gebiets (südlich von Tuapse) bemerkbar;

4. die pontischen Elemente findet man nur im Süden;
5. die südsibirischen fast überall, aber doch mehr im Osten.

Weitere Angaben über die Wälder der Ukraine findet man bei WALTER (1974, S. 136–151).



Die genauen Bestandsaufnahmen mit den Artenlisten in der 468 Seiten umfassenden Originalarbeit von KLEOPOV (1941) können wir hier nicht bringen.

1.4 Konsumenten (Faunistische und tierökologische Aspekte zum Ökosystem Mitteleuropäischer Laubwald) von MATHILDE RAHMANN

1.4.1 Einleitung

Die Vielfalt der Pflanzen- und Tiergemeinschaften im heutigen Mitteleuropa ist sicherlich mit eine Folge der Umgestaltung bzw. der völligen Vernichtung des ursprünglichen Waldlandes durch den Menschen. Durch die Anlage von Feldfluren, Wiesen und Weiden entwickelten sich nach der Waldrodung neue Lebensräume,

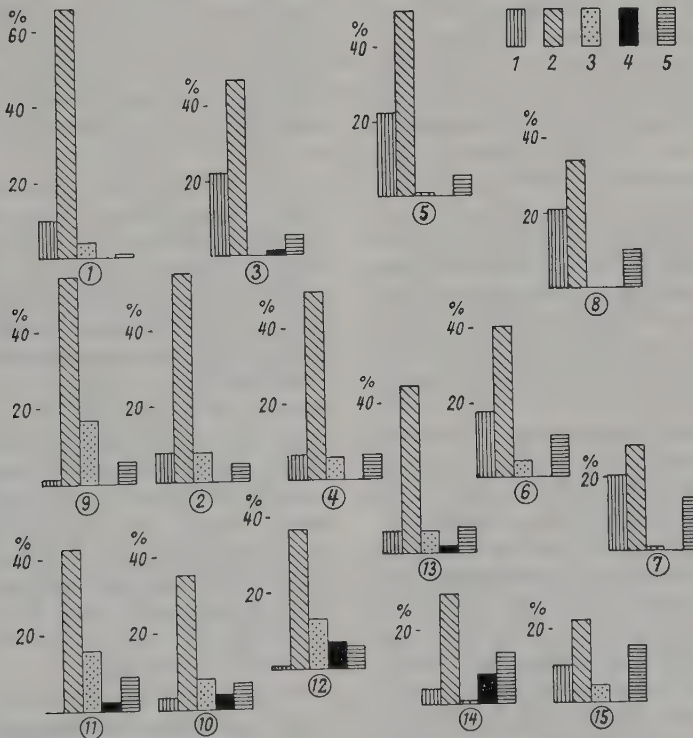


Abb. 1.3.20–1.3.21: Arealspektren der osteuropäischen Laubwaldgesellschaften (nach KLEOPOV, aus WALTER-STRAKA 1970). 1.3.20: Lage der von KLEOPOV untersuchten Waldgesellschaften (1 Fagetum, 2–3 Carpineto-Nemoretum, 4–7 Tilieto-Nemoretum, 8 Tilietum, 9 Querceto petraeae, 10–15 verschiedene Querceta. 1.3.21: Die Arealspektren derselben (Zahlen im Kreis). Die unterschiedenen Geoelemente sind: 1 boreale, 2 mitteleuropäische, 3 submediterrane, 4 pontische und 5 südsibirische (vgl. dazu die Karte auf Abb. 1.0.1).

die von spezifischen neuen Lebensgemeinschaften besiedelt wurden.

Es ist also eine berechtigte Frage, ob man sich bei der Suche nach «charakteristischen» mitteleuropäischen zonalen Lebensgemeinschaften, die vorwiegend Buchenmischwaldgemeinschaften waren, nicht besser auf das vom Menschen geschaffene heutige Kulturland konzentrieren sollte. Wenn hier jedoch versucht wird, einen gewissen Einblick in die Lebensgemeinschaft insbesondere des Laubwaldes zu geben, dann deshalb, weil dieser die in Mitteleuropa ursprüngliche zonale Lebensgemeinschaft überhaupt sein dürfte. Aufgegebenes heutiges Kulturland würde sich – abgesehen vom Problem des Waldsterbens in unserer Zeit –, normalerweise wieder zum Laubmischwald zurückentwickeln.

Trotz des Einflusses menschlicher Kultivierungsmaßnahmen stellen unsere derzeitigen Wälder einen Lebensraum dar, in dem auch heute noch mehr als anderswo Tiere in freier Wildbahn leben. Gegenüber reinen Naturwäldern dürfte das Mengenverhältnis der Arten untereinander allerdings oftmals geändert sein, da manche Arten z. B. durch nahegelegene Kultur- oder Siedlungsflächen mehr oder weniger begünstigt oder benachteiligt sind als andere.

Die Zeit, in der es in Mitteleuropa im Hinblick auf die Fauna den naturnahesten Zustand gab, liegt einige Tausend Jahre zurück. STEHLIN (1942) datiert diesen Zeitpunkt auf die Epoche der mittleren Steinzeit, in der es einerseits noch keine Haustiere und keinen Ackerbau gab, andererseits die Fauna vorangegangener Epochen mit anderen Klimaverhältnissen jedoch bereits vollständig gegen die neuzeitliche Fauna ausgetauscht war.

Eine genaue Rekonstruktion der natürlichen Tierwelt innerhalb der Lebensgemeinschaften größerer biogeographischer Einheiten ist bisher leider nicht möglich: Dazu fehlen nämlich einmal vor allem flächendeckende fossile Faunenfunde. Zum anderen kommt erschwerend hinzu, daß bedauerlicherweise noch nicht einmal ausreichende Kenntnisse der ökologischen Verhältnisse der heutigen Tiergemeinschaften vorliegen. Nicht abzuschätzen ist des weiteren der Einfluß, den der Mensch in Mitteleuropa von jeher vor allem auf die Ausprägung der Tierwelt hatte. Er durchschweifte diesen Raum als Jäger bereits zu einer Zeit, bevor sich die heutige Fauna und Flora einstellte und dezimierte dabei vor allem das Wild, während er den Bäumen und somit der Waldentwicklung mit den seinerzeitigen Werkzeugen kaum etwas anhaben konnte.

Durch die Jagd, besonders auf Jungtiere, trug der Mensch wahrscheinlich schon während der Eiszeit zum Aussterben mancher Großwildarten, besonders des Mammut bei, worauf die vielen Knochenfunde ausgestorbener Tierarten gerade in den Wohnhöhlen des prähistorischen Menschen hinweisen.

Unsere Kenntnisse über die Tierwelt Mitteleuropas während der Steinzeit stammen fast ausschließlich von Knochenfunden, insbesondere aus Ausgrabungen prähistorischer Siedlungen und dort namentlich der Küchenabfälle. Einzelfunde von tierischen Skeletten sind sehr selten. Zusammenstellungen derartiger Funde finden sich u. a. in urgeschichtlichen Werken. Besonders sei auf HERSCHELER und KUHN (1949) verwiesen, die eine ausführliche Darstellung der Fauna der Schweiz und des Bodenseegebietes vom jüngeren Tertiär bis in die Zeit von ca. 800 n. Chr. vorlegten.

Das Aussterben und Verschwinden verschiedener großer Säuger- und Vogelarten in Mitteleuropa ist z. T. recht genau bekannt. Es fällt in die letzten 300–150 Jahre und auch später. Unauffälliger dagegen vollzog und vollzieht sich noch heute die Veränderung im Bestand kleinerer Arten.

In der Übersicht über die heutige mitteleuropäische Säugetierfauna, insbesondere in unseren Wäldern (Tab. 1.8, Seite 40/41) sowie der Vogelfauna (Tab. 1.9 A–C, Seite 42/43), sind die Arten kenntlich gemacht, die aus Ausgrabungen prähistorischer Wohnplätze im Mesolithicum und auch der Pfahlbauzeit bekannt wurden.

Heute sind von diesen vor allem die großen Raub- und Pelztiere Bär, Wolf, Luchs, Biber und die großen Wiederkäuer und Huftiere Ur, Wisent und Wildpferd in der Wildfauna Mitteleuropas nicht mehr bzw. höchstens ausnahmsweise vertreten. Heute erinnern manchmal noch Flur- und Ortsnamen an Tierarten der heimischen Fauna, die hier seinerzeit gelebt haben (vgl. Zusammenstellung aus Württemberg, Tab. 1.5).

1.4.2 Räumliche Untergliederung und Jahreszeitenwechsel in seiner Bedeutung für die Tierwelt des Laubwaldes

Da sich ein großer Teil der heutigen mitteleuropäischen Tierarten in Koevolution und Koexi-

Tab. 1.5: Beispiele für Flur- und Ortsnamen in Württemberg, die auf heute ausgestorbene bzw. hier nicht mehr vorkommende Tierarten hinweisen (nach KEINATH, 1951)

	Art	Flur- und Ortsnamen
Raubtiere	Bär	Bärensee, Bärenbach (1585 der letzte Bär in Württemberg)
	Wolf	Wolfschlugen (um 1680 noch in Oberschwaben vorhanden)
	Otter	Otterbach
	Luchs	Luchsberg, Luchsbronnen (nach 30jährigem Krieg weit verbreitet, im 18. Jh. ausgerottet)
	Katze	Waldkatzen, Katzenbach
Nager	Biber	Biberach (1846 letzter Biber an der Brenzmündung)
Wiederkäuer		
Wildrinder	Wisent	Wiesensteig (aus urkundlich Wisentsteig) Wiesenbach (aus urkundlich Wisentbach)
	Ur (Auerochs)	Urach, Auerbach, Oberurbach (seit ca. 300 Jahren ausgestorben)
Hirschartige	Elch (Elentier)	Elchenreute, Ellwangen (aus urkundlich Elewangen)
	Bock- (Schielenhirsch)	Schellhorn, Schellenberg (ausgestorben)
Vögel	Adler (Ahr)	Arnegg
	Geier	Geierstall, Geiereck
	Uhu (Hau)	Hauloch
	Kranich	Kransberg, Kronich
	Storch (Aiber)	Aipertal

stenz gemeinsam mit der Vegetation, von der sie abhängig sind, entwickelt hat, und da andererseits der Laubwald die charakteristische zonale Vegetation in Mitteleuropa darstellt, sollen die folgenden Ausführungen vor allem Einblick in tierökologische Aspekte der Lebensgemeinschaft des Laubwaldes geben. In diesem stehen selbstverständlich alle Lebewesen miteinander in wechselseitiger Beziehung. Die Tiere als Konsumenten der Pflanzen stehen auch ernährungsmäßig untereinander in verschiedenartigsten Abhängigkeiten und füllen buchstäblich jeden Schlupfwinkel des Waldes, angefangen von der Wurzelzone der Bäume, den verschiedenen oberen Erdschichten, der eigentlichen Fallaubschicht bis hin zu den einzelnen oberirdischen Stockwerken des Waldes, der Kraut –, Strauch-, Stamm- und Kronenschicht.

Die Möglichkeiten des räumlichen Vorkommens der einzelnen Tierarten zeigt die Abb. 1.4.1. Aus dieser Diversität möglicher Aufenthaltsräume für die Tierwelt ergeben sich wesentliche Eigenheiten im Hinblick auf ernährungsmäßige wechselseitige Abhängigkeiten, auf die bei der Abhandlung der einzelnen Gruppen näher eingegangen wird.

Zur Vielfältigkeit des Lebensraumes kommt komplizierend der klimabedingte Aspektwechsel als Charakteristikum für den mitteleuropäischen Laubwald im Verlauf des Jahres hinzu. Tab. 1.6 gibt diesbezüglich einige wichtige Korrelationen zwischen den durch klimatische Bedingungen ausgelösten Änderungen des Vegetationszustandes und dem Lebenszyklus wichtiger Tiergruppen (Insekten und Vögel) wieder.

Frühlingsaspekt: Im Frühling treiben erst allmählich die Laubknospen aus. In der Zeit können sich daher – etwa ab Anfang März – auf dem lichtdurchfluteten Waldboden zunächst mehr oder minder geschlossene Teppiche von Frühlingsblühern entfalten, welche einerseits die Ernährung der jetzt schlüpfenden oder aus den Winterquartieren hervorkriechenden Insekten sowie anderer Tiergruppen sicherstellen, und die andererseits auch selbst auf Insektenbestäubung angewiesen sind.

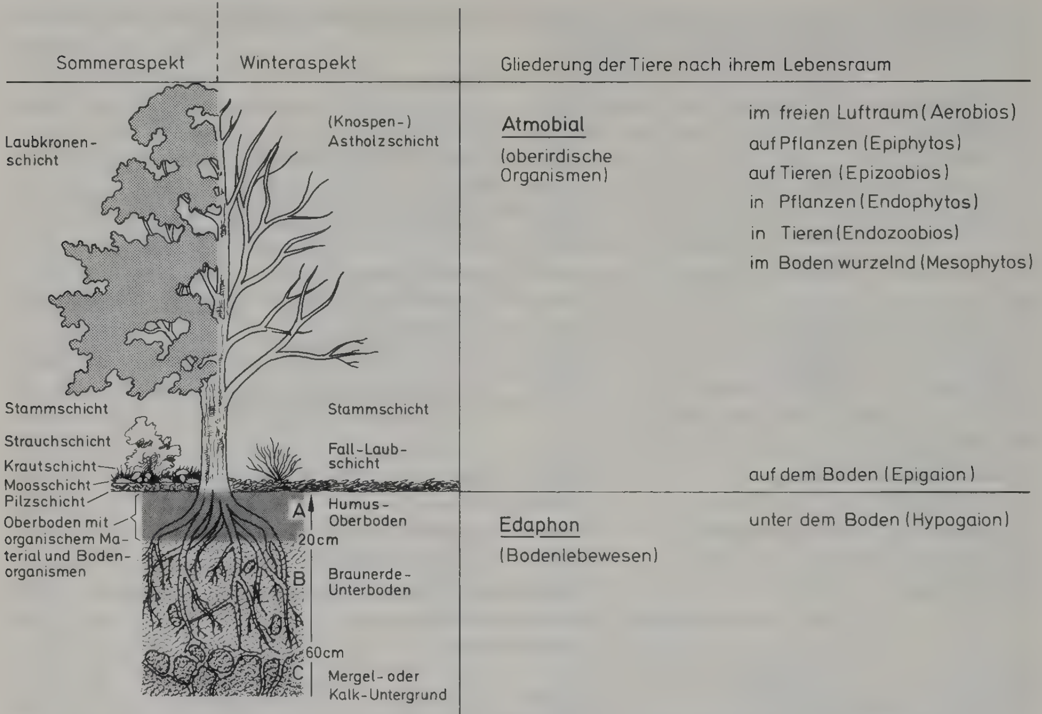


Abb. 1.4.1: Die unterschiedlichen Schichten im sommerlichen bzw. winterlichen Walde und die Gliederung der Tiere nach ihrem Lebensraum (nach SCHWERDTFEGER 1978, verändert).

Tab. 1.6: Hauptaspekte im Laufe eines Jahres unter mitteleuropäischen Klimabedingungen (nach SCHWERDTFEGER 1978, TISCHLER 1955 und BALOGH 1958)

Jahreszeit	Monate	Vegetation	Vögel	Arthropoden
Winter	November–März	Winterruhe	Standvögel + Strichvögel + Wintergäste	Winterstarre z. T. Bodenstadium
Vorfrühling	März/April	Frühlingsblumen besonders im Wald	Rückkehr der Zugvögel Revierabgrenzung	Aktivwerden der überwinterten Imagines bzw. Schlüpfen verschiedener Stadien
Frühling	Mai + Anfang Juni	Laubentfaltung der Bäume	Nestbau + Brutzeit	Fortpflanzung
Frühsommer	Mitte Juni–Mitte Juli	Bäume voll belaubt, Boden schattig	Aufzucht der Jungvögel	z. T. Massenvermehrung
Spätsommer	Mitte Juli–Mitte September	Frucht- und Samenreife	Zugvögel brechen auf	noch hohe Dichten z. T. Absterben nach Eiablage
Herbst	September + Oktober	Laubfall	Standvögel, erste Wintergäste	vermehrtes Absterben, Beginn Winterruhe + z. T. Bodenstadium

Sommeraspekt: Mit der Entfaltung des Buchenlaubes – etwa Anfang Mai – verändern sich die Licht- und Temperaturbedingungen am Boden. Der tiefe Schatten wirkt nachteilig auf eine Bodenvegetation; die meisten Frühlingsblüher verschwinden bald wieder. Jedoch ist für die am und im Boden lebenden Tiere mit dem ersten Vegetationsschub im Frühjahr ein Teil der Ernährungsgrundlage zunächst einmal gesichert. Eine besonders reiche Entfaltung erfährt jetzt aber die Tierwelt in der Laubregion des Waldes.

Herbstaspekt: Laubfärbung und Laubfall, Samen- und Fruchtreife bzw. -fall bringen im Herbst den größten Teil der pflanzlichen Jahresproduktion auf den Boden und damit in den Bereich derjenigen Tiere, die sich davon ernähren und damit den schrittweisen Abbau der Phytoproduktion einleiten. Das oberirdische Leben beschränkt sich wieder auf die bodennahen Schichten und den Stammbereich des Waldes. Für viele Tierarten, die sich von phyllophagen Insekten oder Raupen ernähren, entfällt nun jedoch die Nahrungsgrundlage. Insektenfressende Vögel ziehen zumeist als Zugvögel fort; viele Säugetiere bereiten sich durch Anlage von Winternestern und Vorräten auf den Winter vor.

Winteraspekt: Nahrungsmangel, Kälte und Kahle im Winter, bei Frost und schneebedeckten Böden erzwingen eine weitgehende oberirdische Ruheperiode für fast alle kaltblütigen Arten sowie auch manche Säugetiere. Die Tiere ziehen sich vor allem in Baue und Höhlen im Boden sowie darin befindliche Winternester zurück. Die echten *Winterschläfer* (z. B. Igel, Garten- und Siebenschläfer) reduzieren ihre Körpertemperatur und Pulsfrequenz und fallen z. T. monatelang in Winterschlaf. Durch die Umfunktionierung des Stoffwechsels wird zur Aufrechterhaltung der physiologischen Funktionen anstelle von Glucose das Körperfett langsam umgesetzt und die zuvor in Fettdepots abgelagerten Reserven aufgezehrt, ohne daß die Tiere Nahrung aufnehmen müssen. Ebenso überwintern die Fledermäuse, allerdings nicht in Nestern, sondern frei aufgehängt an Höhlendekken. Während des Winterschlafs wird der gesamte Energieumsatz auf 1/10 des Normothermie-Wertes gesenkt.

Andere Arten, wie Dachs und Eichhörnchen halten *Winterruhe*: längere Schlafperioden werden durch Futteraufnahme aus Vorräten unterbrochen. Die meisten mitteleuropäischen Säugerarten wie Mäuse, Spitzmäuse, Maulwurf, bleiben jedoch auch im Winter weiterhin in ihren Bauen aktiv. Sie ernähren sich von den reichlich im Boden vorkommenden Tierlarven, Wurzeln usw. Die eigentliche Wirbellosen-Bodenfauna bleibt nämlich insgesamt aktiv, wenngleich auch bei ihr die Lebensfunktionen aufgrund der niedrigen Temperaturen wesentlich verlangsamt sind. Regenwürmer z. B. verlagern ihre Aktivität in größere Bodentiefen von etwa einem Meter. Hier findet man im Winter dann ebenfalls die Gangsysteme des Maulwurfs.

Die Lebensfunktionen der meisten im Wald lebenden Kaltblüter, wie Kröten, Salamander, Schnecken, Insekten, Spinnen werden durch die Winterkälte unter das Maß der normalen Aktivität herabgesetzt. Sie verkriechen sich in Laubschichten und überwintern in Form einer *Kältestarre* bei Bluttemperaturen, die der Umgebungstemperatur entsprechen. Einige Insektenarten und Großspinnen überwintern als erwachsene Tiere. Die meisten Insektenimagines sterben jedoch ab; es überwintern bei ihnen deren Eier, Larven oder Puppen in Verstecken im Boden, in Rindenspalten oder im Holz.

Die aktiv überwinternden Säuger und Vögel sind jedoch darauf angewiesen, auch während des Winters noch genügend Nahrung zu finden. In strengen Wintern ist demzufolge bei ihnen die Auslese besonders scharf.

1.4.3 Faunistisch-ökologische Übersicht über die Tierwelt des Waldes

Um hinsichtlich der Komplexität des ökologischen Gefüges eines Buchenwaldes eine Vorstellung von der Zusammensetzung der darin existierenden Fauna zu erhalten, sei zunächst eine Übersicht von Bertsch (1947) über die Hauptgruppen und Anzahl der wichtigsten Faunenelemente vorangestellt (Tab. 1.7).

Diese Übersicht weist bereits auf die überragende Bedeutung der Insekten gerade für den Buchenwald hin. Es ist der Reichtum an Insekten, der die Grundlage der Ernährung für die von tierischer Kost lebenden übrigen höheren Tiergruppen, wie etwa der Spinnen, Lurche, vieler kleiner Säugetiere und vor allem der Vögel sicherstellt.

Insgesamt richtet sich das Vorkommen der Tierarten jeweils nach der Ausgestaltung der im Walde vorhandenen Wohnorte. Diese können in den heute künstlichen Forsten gegenüber naturnahen Bedingungen sehr einseitig sein.

Tab. 1.7: Übersicht über den Faunenreichtum des mitteleuropäischen Buchenwaldes (nach BERTSCH 1947)

Systematische Gruppen	Anzahl der Tierarten (cirka-Werte)		
	in Mitteleuropa	im Buchenwald	davon eng angepaßt
Säuger	98	27	3
Vögel	400	70	5
Reptilien	14	5	–
Amphibien	19	7	–
Schnecken	490	70	5
Spinnen (groß)	880	80	5
Spinnen (klein)	1400	480	120
Tausendfüßler	200	60	20
Käfer	6800	1500	200
Schmetterlinge	3000	1300	550
Hautflügler	10000	700	250
Zweiflügler	6000	1080	550
Übrige Insekten	3000	580	160
Krebstiere	900	26	4
Würmer	3400	380	120
Urtiere	3030	350	?
insgesamt	40000	6800	1800

Bei Vögeln und Säugern sind oft beträchtliche Revieransprüche zu berücksichtigen, z. B. 1 Luchs *(Lynx lynx)* 100 km², 1 Rothirsch *(Cerus elaphus)* 100 ha Fläche. Dagegen können vor allem Bodentiere oft in unvorstellbarer Dichte (Abundanz) auftreten: je Liter Boden 2000 Milben (Acari), 30 000 Fadenwürmer (Nematoden) und 1000 000 000 Einzeller.

Für einen schwedischen Birken-Nadelwald mit Heidelbeerunterwuchs gibt CURRY-LINDAH (1959) an, daß pro m² – niedrig gerechnet –, ca. 2 Millionen Tiere (Insekten und Spinnenartige) vorkommen können, dabei sind noch nicht die mikroskopisch kleinen Fadenwürmer (Nematoden) und Urinsekten (Collembolen) mitgezählt. Ähnlich, vielleicht nicht ganz so hoch, dürften die Werte im mitteleuropäischen Laubwald liegen.

Ein anderer wichtiger Teil der Fauna im Laubwald ist die Gruppe der Regenwürmer (Anneliden). Sie ernähren sich von Pflanzenresten und kommen in außerordentlicher Dichte im Boden vor. Nach BERTSCH (1947) wurden pro m² 358 Regenwürmer gezählt und deren Gesamtgewicht pro ha auf 40 t FG (!) veranschlagt.

Die Abundanzen der einzelnen Arten sind jedoch großen Schwankungen im Zusammenhang mit dem Fortpflanzungszyklus unterworfen. Dieser ist vor allen Dingen von den klimatischen Verhältnissen abhängig, die regelmäßig oder unregelmäßig auf den Bestand Einfluß nehmen.

1.4.4 Aspekte der Nahrungsansprüche und damit im Zusammenhang stehende Besonderheiten der Fauna des Laubwaldes

Bei der ungeheuren Arten- und Individuenfülle der Tierwelt eines mitteleuropäischen Laubwaldökosystems (vgl. Kap. 3.3) käme man ins Uferlose, wollte man sich eine Übersicht auf dem Weg über genaue autökologische Zusammenhänge verschaffen. Dazu sind bisher noch viel zu wenige Arten vollständig ökologisch untersucht worden. Andererseits sind die bisherigen Arbeiten an einzelnen Tierpopulationen ebenfalls noch nicht so zahlreich, als daß darauf bereits ein Bild ökologischer Zusammenhänge im gesamten System erstellt werden könnte.

So müssen wir uns immer noch mit Teilantworten auf die schlichte Frage: Wer ist inwiefern und von wem abhängig? begnügen. Bei der großen Artenfülle erweist es sich als zweckmäßig, diese Frage zunächst auch nur auf einige der wichtigsten Tiergruppen in pauschaler Weise zu beschränken, um dadurch vielleicht zu einem in etwa allgemein nachvollziehbaren Überblick zu kommen. Nur bei den uns näherstehenden, besser bekannten und auch relativ artenarmen Gruppen der Säugetiere und Vögel erscheint es angebracht, wenigstens teilweise eine Aufschlüsselung der Arten nach ihren Nahrungsansprüchen vorzunehmen. Man könnte

sich zwar ähnliche Übersichten in Zukunft auch für andere Gruppen, z. B. Waldschnecken, denken, jedoch für die extrem artenreichen Gruppen der Spinnen, Schmetterlinge, Hautflügler, Zweiflügler sind wohl nur größere Übersichten zum Verständnis der Gefügezusammensetzung zweckdienlich.

Im Hinblick auf ihre ökologische Vernetzung im mitteleuropäischen Laubwald und hier vorwiegend im Buchenwald, werden daher im folgenden nur einige der wichtigsten Tiergruppen näher betrachtet:

Säuger (Mammalia)

Zu den auffälligsten und den am höchsten entwickelten Lebewesen im Wald gehören zweifellos die Säugetiere und Vögel. Deshalb sollen diese beiden Gruppen in bezug auf ihre Nahrungsansprüche und manche sich daraus ergebenden Konsequenzen für ihre Verhaltensweise etwas ausführlicher betrachtet werden.

In Tab. 1.8 sind die wichtigsten heimischen, wildlebenden Säuger aufgeführt, die in mehr oder minder enger Beziehung zum Walde stehen. Viele von ihnen waren gerade aufgrund der größeren Plastizität ihres Verhaltens (z. B. Rehe und Hasen, Wiesel) in der Lage, durchaus auch vom Menschen neugeschaffene Lebensräume auszunutzen, sofern sie ihnen adäquate Nahrung boten. Der Wald erfüllt für sie verschiedenartigste Funktionen, wie normaler Aufenthaltsraum, Schutz, Platz für Bau, Nest oder Bruthöhle in der Fortpflanzungszeit, Nahrungsraum usw.

Das Nahrungsangebot, das der Wald den Säugern bietet, wird in der Tabelle in 4 Hauptgruppen unterteilt: 1. Pflanzen oder Teile derselben, 2. Früchte oder Samen, 3. niedere, kaltblütige Tiere und 4. Warmblüter. Aus der Anordnung der Säuger nach ihren Futteransprüchen ergeben sich verschiedene Gruppen: rein herbivore, überwiegend herbivore, überwiegend carnivore und auch omnivore Arten.

Da es in der heutigen mitteleuropäischen Fauna kein großes Raubwild (Bär, Wolf, Luchs) mehr gibt, haben die großen *Herbivoren* auch keine natürlichen Feinde. Sie sind daher bei den Säugern diejenige Gruppe, die am wenigsten mit den sie umgebenden Lebensbedingungen in Einklang stehen: ihre Populationsdichte ist weniger von dem tatsächlichen Nahrungsangebot, – namentlich im Winter –, abhängig, als vielmehr von den Wünschen der Jägerschaft nach einer entsprechend großen Zahl an jagdbarem Wild in einem Revier. Die Schäden, die vor allem durch *Hirsche* und *Rehe* am Jungwuchs im Walde entstehen, sind so enorm, daß ein ansonsten bestehendes Gleichgewicht erheblich gestört werden kann.

Ähnlich groß ist die Gefahr von Waldschäden bei zu hoher Bestandsdichte der omnivoren *Wildschweine* durch ihre Wühltätigkeit.

Hasen und *Kaninchen* als Herbivore sind natürlichen Feinden ausgesetzt, insbesondere dem *Fuchs* und großen *Greifvögeln*. Jedoch sind diese vielerorts als unliebsame Konkurrenz von den Jägern ausgeschaltet worden.

Zu den vorwiegend herbivoren kleineren Säugern gehören die verschiedenen *Mäusearten*. Sie haben ein recht breites Nahrungsspektrum und fressen auch Insekten. Mäusepopulationen weisen etwa alle 4 Jahre besonders hohe Dichten auf. In diesen Massenvermehrungsjahren nehmen auch die sich hauptsächlich von ihnen ernährenden *kleinen Raubtiere* und besonders *Eulen* sowie *Greifvögel* in ihrem Bestand sehr zu. Allein schon die erhöhte Raubtierdichte trägt dazu bei, die Zahl der Nager wieder soweit zu verringern, daß sich nachfolgend aus Futtermangel die Zahl der Raubtiere ebenfalls wieder reduziert.

Eichhörnchen, Garten- und Siebenschläfer, Haselmaus und *Bilche* fressen keine grünen Pflanzen, sondern im wesentlichen Obst, Samen und Nüsse (Eicheln und Bucheckern), aus denen sie Wintervorräte anlegen, sowie an tierischer Kost Insekten, auch Schnecken und Brut von Kleinsäugern und Vögeln. Ein solches Nahrungsspektrum reicht nicht zur Ernährung während des Winters aus. Diese Arten halten einen langen Winterschlaf in zuvor angelegten Winternestern. Die *Fledermäuse* haben von allen Säugetieren die einseitigste Nahrung, sie fressen ausschließlich Insekten, die sie im Fluge fangen. Für ihren langen Winterschlaf benutzen sie tiefe Höhlen (manchmal in hohlen Bäumen), in denen die Temperatur nicht unter 4 bis 5 °C absinken darf. Oft ist der Mangel an Höhlen der limitierende Faktor für ihr Vorkommen. Manche Fledermäuse haben sich jedoch an die Nähe des Menschen gewöhnt; sie nutzen Dachböden in Bauernhäusern und Kirchen als Winterquartier und im Sommer als Tagesunterschlupf. In der Lebensgemeinschaft haben die Fledermäuse einen sehr hohen Stellenwert, da sie insbesondere Nachtfalter in großer Menge erbeuten und auf diese Weise Massenvermehrungen von Waldschädlingen vorbeugen.

Tab. 1.8: Aufschlüsselung der Nahrung der heute in mitteleuropäischen Wäldern freilebenden Säugerarten (Spalte 1) sowie der vor Beginn der Zerstörung der Naturlandschaft durch den Menschen bereits in der Mittleren Steinzeit nachgewiesenen und heute z. T. ausgestorbenen Säugerarten (Spalte 2, nach STEHLIN 1942, HERSCHELER und KUHN 1949, BOESSNECK 1969).

			pflanzliche Nahrung													tierische Nahrung												
			grüne Pflanzenteile							Früchte und Samen						Wirbellose					Wirbeltiere kaltblütige			warmblütig				
	Säugetiere des Waldes im heutigen Mitteleuropa	Nachgewiesene Säugetiere (aus menschlichen Siedlungen) des Mesolithicums	Knospen, Jungtriebe	Gras (Getreide)	Kräuter (Gemüse)	Laub (evtl. Nadeln)	Rinde und Bast	Moos und Flechten	Wasserpflanzen	Pilze	Beeren	Obst	Wurzeln (Feldfrüchte)	Samen (Korn)	Nüsse, Eichel, Bucheckern	Würmer	Schnecken	Eier, Larven, Raupen v. Insekten	Insekten	Spinnen	niedere Wirbeltiere (Aph. Rept.) und Brut	Fisch	Vogelbrut und Eier	Vögel	Kleinsäuger	Säuger mittlerer Größe	große Säuger (bis Pferdegröße)	Aas
reine Herbivoren	Rotwild (Cervus elaphus L.)	+	×	×	×	×	×			×					×													
	Damwild (Dama dama L.)	–	×	×	×	×	×			×					×													
	Reh (Capreolus capreolus L.)	+	×	×	×	×	×			×					×													
	Gemse (Rupicapra rupicapra L.)	+	×	×	×	×	×	(?)					×															
	Steinbock (Capra ibex L.)	+	×	×	×	×		×																				
	Mufflon (Ovis ammon L.)	–	×	×	×	×																						
		Elch (Alces alces L.)	×	×	×	×	×																					
		Wisent (Bison bonasus L.)	×	×	×	×																						
		Ur (Bos primigenus Boy.) (Warschau † 1627)	×	×	×	×																						
		Wildpferd (Equus spec.) († 1858 Norddeutschland)	×	×	×	×																						
		Biber (Castor fiber L.) († 1846 Brenz)					×		×																			
	Feldhase (Lepus europaeus L.)	+	×	×	×	×	×						×	×														
	Wildkaninchen (Oryctolagus cuniculus L.)	–	×	×	×								×	×	×													
überwiegend herbivor	Wildschwein (Sus scrofa L.)	+			×					×		×	×		×	×					×		×		×			×
	Eichhörnchen (Sciurus vulgaris L.)	+			×					×	×			×	×			(×)	(×)				×					
	Feldmaus (Microtus arvalis Pallas)	+	×		×						×		×	×				(×)	(×)									
	Erdmaus (Microtus agrestis L.)	+	×		×						×		×	×				(×)	(×)									
	Rötelmaus (Clethrionomys glareolus Schreiber)	+	×		×						×		×	×	(×)			(×)	(×)						(×)			
	Gelbhalsmaus (Apodemus flavicollis Melchior)	–	×	×	×		×							×	×			×	×									
	Waldmaus (Apodemus sylvaticus L.)	+	×		×									×	×			×	×									
	Brandmaus (Apodemus agrarius Pallas)	–	×		×									×	×			×	×									
	Zwergmaus (Micromys minutus Pallas)	–	×		×		×							×	×				×									
	Schneemaus (Microtus nivalis Martin)	+	×		×									×				×	×									

reine Insektivore	Gefranste Fledermaus (Myotis nattereri Kuhl)*	+											×									
	Bechsteinsche Fledermaus (Myotis bechsteinii Kuhl)*	–											×									
	Zweifarbige Fledermaus (Vespertilio murinus L.)*	+											×									
	Nordische Fledermaus (Eptesicus nilssoni Keys & Blas)*	–											×									
	Abendsegler (Nyctalus noctula Schreber)*	+											×									
	Rauharmige Fledermaus (Pipistrellus nathisii Key & Blas.)*	+											×									
	Zwergfledermaus (Pipistrella pipistrella Schreber)												×									
überwiegend insektivor	Gartenschläfer (Eliomys quercinus L.)*	+			×	×		×	×		×		×				×		×			
	Siebenschläfer (Glis glis L.)*	+			×	×		×	×		×		×				×		×			
	Haselmaus (Muscardinus avellanarius L.)*	–			×			×					×									
	Igel (Erinacuus europaeus L.)*	+				×				×	×		×	×	×		×		×			
	Waldspitzmaus (Sorex araneus L.)	+						(×)		×	×	×	×	×			(×)					
	Alpenspitzmaus (Sorex alpinus Schinz)	–								×	×	×	×									
	Maulwurf (Talpa europaeus L.)	+								×	(×)	(×)	(×)						(×)			
überwiegend und reine carnivore Raubtiere	Rotfuchs (Vulpes vulpes L.)	+		×	×								×		×			×	×	×		×
	Dachs (Meles meles L.)	+		×	×		×		×						×		×		×			
	Baummarder (Martes martes L.)	+			×	×			×				×				×	×	×			
	Steinmarder (Martes foina Erxleben)	+			×	×			×				×				×	×	×			
	Hermelin (Mustela erminea L.)	+			(×)								(×)		×		×		×			
	Maus-Wiesel (Mustela nivalis L.)	–								×	×		×	×					(×)			
	Iltis (Mustela putorius L.)	+								×	×		×		×	×	×	×	×	×		
	Wildkatze (Felis silvestris Schreber)	+											×				×	×	×	×		
	Waschbär (Procyon lotor L.)**	–			×	×					×		×		×		×		×			
	Luchs (Lynx lynx L.)																	×		×	×	
	Wolf (Canis lupus L.) († 1870 Westfalen)																			×	×	
	Braunbär (Ursus arctos L.)					×		×	×	(×)		×	(×)		×	×			×	×	×	×

* Echte Winterschläfer
** Stellenweise eingebürgert

Tab. 1.9: A–C Aufschlüsselung der Nahrung der Mitteleuropäischen Waldvögel
Teil A Standvögel; Teil B Fakultative Stand-, Strich- oder Zugvögel und regelmäßige Teilzieher (Strichvögel); Teil C Zugvögel.
Vögel, die in prähistorischer Zeit in Mitteleuropa nachgewiesen wurden, sind durch ✱ markiert (nach HERSCHELER und KUHN 1949, BOESSNECK 1969).

Mitteleuropäische Waldvögel		pflanzliche Nahrung								tierische Nahrung											
		Grüne Pflanzen				Samen + Früchte				Wirbellose					Wirbeltiere kaltblütig			warmblütig			
	Eizahl je Gelege/ Anzahl der Bruten	Knospen	junge Triebe	Laub	Nadeln	Beeren	Früchte (Obst)	Samen	Nüsse, Bucheckern	Würmer	Schnecken	Eier, Larven, Raupen von Insekten	Insekten	Spinnen	Frösche, Reptilien	Fisch	Vogelbrut und Eier	Vögel	Kleinsäuger	größere Säuger	Aas
Teil A · Standvögel																					
Auerhuhn (Tetrao urogallus L.) ✱ ○	6–10 / 1	×	×		×	×		×				(×)	(×)	(×)							
Birkhuhn (Lyrurus tetrix L.) ✱ ○	6–10 / 1	×	×		×	×	×	×		×	×	×	×	×							
Haselhuhn (Tetrastes bonaria L.) ✱	8–10 / 1	×	×	×		×	×	×				×	×	×							
Gimpel (Pyrrhula pyrrhula L.) ✱	4–5 / 2	×				×		×													
Fichtenkreuzschnabel (Loxia curvirostra L.)	3–4 / 1	×				×	×	×				(×)	×								
Blaumeise (Parus caeruleus L.)	10–13 / 2	×				(×)		×				×	×	×							
Kohlmeise (Parus major L.)	6–12 / 2	×				×		×				×	×	×							
Sumpfmeise (Parus palustris L.)	5–13 / 1							×				×	×	×							
Tannenmeise (Parus ater L.)	6–11 / 2–3							×				×	×	×							
Schwanzmeise (Aegithalos caudatus L.)	7–12 / 2							×				×	×	×							
Kleiber (Sitta europaeus L.)	6–9 / 1					×		×	×			×	×	×							
Tannenhäher (Nucifraga caryocatactes L.) ✱	3–4 / 1					×		×	×	×		×	(×)								
Grünspecht (Picus viridis L.)	5–7 / 1					(×)		(×)				×	×								
Grauspecht (Picus canus L.) ✱	6–7 / 1					×	×	×				×	×								
Kleinspecht (Dendrocopus minor L.)	5–6 / 1					(×)	(×)	(×)				×	×								
Dreizehenspecht (Picoides tridactylus L.)	4–5 / 1					(×)						×	×								
Schwarzspecht (Dryocopus martius L.)	4–5 / 1											×	×	(×)							
Gartenbaumläufer (Certhia brachydactyla L.)	6–7 / 2											×	×	×							
Waldbaumläufer (Certhia familiaris L.)	6–9 / 1										×	×	×	×							
Waldkauz (Strix aluco L.)	2–4 / 1												(×)		×		×	×	×		
Uhu (Bubo bubo L.) ✱	2–3 / 1												×		×	×	(×)	×	×	×	
Habicht (Accipiter gentilis L.) ✱	3–4 / 1												(×)				(×)	×	×	×	×
Sperlingskauz (Glaucidium passerinum L.)	3–7 / 1																	×	×		

✱ = in prähistorischen Siedlungsgrabungen nachgewiesen ○ = besondere Nahrung: Gräser, Blüten

Mitteleuropäische Waldvögel	Eizahl je Gelege/ Anzahl der Bruten	Knospen	junge Triebe	Laub	Nadeln	Beeren	Früchte (Obst)	Samen	Nüsse, Bucheckern	Würmer	Schnecken	Eier, Larven, Raupen von Insekten	Insekten	Spinnen	Frösche, Reptilien	Fisch	Vogelbrut und Eier	Vögel	Kleinsäuger	größere Säuger	Aas
Teil B · Fakultative Stand- (a), Strich- (b) oder Zugvögel (c)																					
Waldschnepfe (Scolopax rusticola L.) a, b, c ✱	4 / 2							(×)		×		×	×	×							
Mittelspecht (Dendrocopus medium L.) a, b ○	5–6 / 1							(×)	(×)			×	×								
Buntspecht (Dendrocopus major L.) a, b ✱ ○	4–8 / 1					×	(×)	×				×	×				(×)	(×)			
Sperber (Accipiter nisus L.) a, b, c ✱	4–5 / 1												(×)					×	(×)		
Wanderfalke (Falco peregrinus L.) a, b, c ✱	3–4 / 1												(×)					×	(×)		
Mäusebussard (Buteo buteo L.) a, b, c ✱	1–4 / 1									×	(×)		×		×		×	×	×		

✱ = in prähistorischen Siedlungsgrabungen nachgewiesen ○ = besondere Nahrung: Blutungssaft von Bäumen

Teilzieher, Strichvögel																		
Dohle (Coloeus monedula L.) ✱	3–6 / 1	×	×	×	×	×		×	×		×				×		×	×
Ringeltaube (Columba palumbis L.) ✱ ○	2–3 / 2	×		×	(×)	×			(×)	×	×							
Stieglitz (Carduelis carduelis L.)	3–7 / 2–3					×				×	×							
Kernbeißer (Coccostrauthes coccostrauthes L.)	5–6 / 1				×	×	×				×							
Eichelhäher (Garrulus glandarius L.)	5–6 / 1			×	×	×	×			×	×				×			
Amsel (Turdus merula L.) ✱	4–6 / 2–3			×	×			×		×	×							
Wacholderdrossel (Turdus pilaris L.) ✱	5–6 / 1			×	×			×	×	×	×							
Buchfink (Fringilla coelebs L.) ✱	4–6 / 2					×				×	×							
Wintergoldhähnchen (Regulus regulus L.)	8–11 / 2					×				×	×							
Heckenbraunelle (Prunella modularis L.)	4–5 / 2					×				×	×							
Rotkehlchen (Erithacus rubecula L.)	5–6 / 2			×				×	×	×	×							
Zaunkönig (Troglodytes troglodytes L.)	5–7 / 1–2			×						×	×	×						
Zeisig (Carduelis spinus L.)	2–6 / 2					×				×	×							
Waldohreule (Asio otus L.)	4–6 / 1										(×)					×	×	

✱ = in prähistorischen Siedlungsgrabungen nachgewiesen ○ = besondere Nahrung: Gräser

Teil C · Zugvögel																		
Turteltaube (Streptopelia turtur L.)	2 / 1					×				(×)	(×)							
Hohltaube (Columba oenas L.)	2 / 3	(×)	×	×	(×)	×			×	×	×							
Rotdrossel (Turdus iliacus L.) ✱	5–6 / 2			×	×			×	×	×	×							
Misteldrossel (Turdus viscivorus L.) ✱	2–5 / 2			×	×			×	×	×	×							
Singdrossel (Turdus philomelos L.) ✱	4–6 / 2			×				×	×	×	×							
Sommergoldhähnchen (Regulus ignicapillus L.)	8–11 / 2					×				×	×							
Pirol (Oriolus oriolus L.)	4–5 / 1			×	×					×	×							
Gelbspötter (Hippolais icterina Viellot)	5 / 1			×	(×)					×	×							
Gartenrotschwanz (Phoenicurus phoenicurus L.)	5–7 / 2			×						×	×							
Grauschnäpper (Muscicape striata Pallas)	4–6 / 1–2			×							×							
Zwergschnäpper (Ficedula parva Pallas)	4–5 / 1			×							×							
Trauerschnäpper (Ficedula hypoleuca Pallas)	5–7 / 1			×							×							
Gartengrasmücke (Sylvia borin Boddaert)	5–6 / 1			×	(×)						×	×						
Mönchsgrasmücke (Sylvia atricapilla)	4–5 / 2			×							×							
Klappergrasmücke (Sylvia curruca L.)	4–6 / 2			×							×							
Waldlaubsänger (Phylloscopus sibilatris Bechstein)	6–7 / 1			×							×							
Weidenlaubsänger (Phylloscopus collybite Veillot)	5–7 / 1			×							×							
Fitis (Phylloscopus trochillus L.)	6–7 / 2			×							×							
Baumpieper (Anthus trivialis L.)	5–6 / 1–2									×	×							
Wendehals (Jynx torquilla L.)	7–12 / 1									×	×							
Kuckuck (Cuculus canorus L.) ○	20									×	×		(×)					
Nachtigall (Luscinia megarhynchos L.)	3–6 / 1							×	×	×	×	×						
Sprosser (Luscinia luscinia L.)	5 / 1							×	×	×	×	×						
Ziegenmelker (Caprimulgus europaeus L.)	2 / 2										×							
Baumfalke (Falco subbuteo L.) ✱	2–4 / 1										×					×	(×)	
Wespenbussard (Pernis apivorus L.)	2 / 1							(×)	×	×	×	(×)	(×)				×	
Roter Milan (Milvus milvus L.) ✱	2–3 / 1							×	×				×			×	×	
Schwarzer Milan (Milvus migrans)	2–3 / 1							×	×				×	×		×	×	×

✱ = in prähistorischen Siedlungsgrabungen nachgewiesen ○ = besondere Nahrung: Froscheier

Igel, Spitzmäuse und *Maulwurf* leben carnivor, in erster Linie von Insekten, Würmern und anderen niederen Tieren. Sie nehmen auch in Reichweite befindliche Eier sowie Brut von Vögeln und Kleinsäugern. Spitzmäuse fressen gelegentlich auch Artgenossen auf, Igel nehmen gern auch Obst und Beeren. Igel und Spitzmäuse vertilgen außerdem beträchtliche Mengen an Schnecken. Aufgrund seiner Körperstruktur ist der Igel nicht dazu geeignet, unterirdische Höhlen zu graben, um so auch im Winter an seine Nahrung heranzukommen. Er hält Winterschlaf. Spitzmäuse und Maulwürfe dagegen bleiben im Winter aktiv und ernähren sich von der Bodenfauna. Die Hauptverbreitung hat der Maulwurf inzwischen jedoch auf Wiesen und Weiden, wo er sich massenhaft vermehrt. Seine Unter-Naturschutz-Stellung sollte diesbezüglich noch einmal zur Diskussion gestellt werden.

Betrachtet man die Nahrung der *Carnivoren* insgesamt, so fällt immer wieder die herausragende Rolle der Insekten als Futterquelle für fast alle übrigen Gruppen auf. Selbst Raubtiere wie *Marder, Wiesel, Iltis* und *Katze* verschmähen Insekten nicht. Die Hauptnahrung für *Fuchs, Dachs, Marderartige* stellen jedoch vor allem Kleinsäuger und Vögel dar. Fast alle kleinen Raubtiere können auch klettern und so in Bäumen Nester ausnehmen oder gerade ausgeflogenen Jungvögeln nachstellen. Einige Raubtiere sind infolge der Nachstellung durch den Menschen sehr selten geworden, bzw. fast ausgestorben, wie etwa *Fischotter* und *Wildkatze*.

Vögel (Aves)

Von allen in Mitteleuropa vorkommenden Vogelarten steht etwa die Hälfte in enger Beziehung zum Wald. Die einzelnen Arten haben unterschiedliche Ansprüche, z. B. an den Nistplatz, den Hauptaufenthaltsbereich und an die Nahrung. Diese Unterschiede ermöglichen das Nebeneinander verschiedener Arten am gleichen Ort und die Ausnutzung vieler Möglichkeiten.

Die Konkurrenz um Nahrung und Nistplätze wird bei *Singvögeln* gegenüber der eigenen Art vermieden durch die Abgrenzung von *Revieren* durch Gesang sowie auch durch Verteidigung derselben, wobei sich die Reviergröße danach richtet, wieviel Nahrung der Lebensraum für diese Art hergibt, da insbesondere während der Fütterungszeit der Bedarf, je nach Anzahl der Jungen im Nest, um ein Vielfaches steigt. In Tab. 1.9 A–C, sind deshalb neben den einzelnen Arten auch die Anzahl der Gelege sowie die übliche Eizahl angegeben. Hieraus wird ersichtlich, welch großen Anteil gerade die Überproduktion an Vögeln in der Nahrungskette des Waldes für carnivore Vögel und im Walde lebende Säuger, die praktisch alle klettern können, hat.

Durch die Aufschlüsselung der Nahrung ergeben sich Hinweise auf die Beziehungen der einzelnen Arten zu ihrem Lebensraum. Das den Vögeln zur Verfügung stehende Nahrungsspektrum entspricht im wesentlichen dem der Säugetiere, wobei jedoch die Insekten eindeutig den Hauptanteil liefern. Die Ausnutzung des Bodens kommt für Vögel im Gegensatz zu den Säugern im Winter nicht in Frage, und somit entfällt für sie diese bedeutende Nahrungsquelle. Auch gibt es bei Vögeln nicht die physiologische Möglichkeit des Winterschlafs oder der Winterruhe. Deshalb müssen die meisten Vögel im Winter den Lebensraum Wald aus Nahrungsmangel verlassen und andere Räume aufsuchen. Je nach dem Verhalten der Arten gegenüber den winterlichen Verhältnissen unterscheidet man 3 Abteilungen, nämlich: *Standvögel* (Tab. 1.9: A), die im Winter in Mitteleuropa bleiben, *Strichvögel* (Tab. 1.9: B), die im Winter in andere Gegenden Europas ziehen, in denen das Futterangebot besser ist als in Mitteleuropa, und *Zugvögel* (Tab. 1.9: C), die im Herbst z. T. Tausende von Kilometern fliegen, um dann auf der Südhalbkugel im dortigen Sommer zu überwintern.

Die Aufgliederung der infrage kommenden Nahrung läßt auch bei Vögeln eine Gruppierung in vorwiegend herbivore, insektivore, carnivore und omnivore Arten und in Spezialisten zu.

Zugvögel sind vor allem die meisten der heimischen, eng *an Insektennahrung gebundenen Singvögel*, einige *Drosselarten* sowie einige *Greifvögel (Baumfalke, Wespenbussard, Schwarzer und Roter Milan)*, die sich vorwiegend von diesen Vögeln und kaltblütigen Tieren ernähren. Die mitteleuropäische Waldvogelfauna hat mehr Zugvögel als Standvögel. Zusammen mit den *Strichvögeln* verlassen mehr als die doppelte Anzahl an Arten in der kalten Jahreszeit Mitteleuropa im Vergleich zu denen, die hier bleiben. Zu den *Teilziehern* gehören neben verschiedenen Singvögeln, z. B. *Eichelhäher, Dohle, Kernbeißer,* verschiedene *Drosselarten,* einige *Taubenarten* und die *Waldohreule*. Je nach Futterangebot, vor allem an Nagern, verhalten sich einige Greifvögel auch als *fakultative*

Zug-, Stand- oder Strichvögel, wie z. B. *Mäusebussard, Wanderfalke* und *Sperber.*

Zu den *Standvögeln* gehören in Mitteleuropa nur Arten ganz weniger Gattungen, die bezeichnenderweise darauf abgestellt sind, sich im Winter von Samen (z. B. Tannenzapfen, Bucheckern) oder Knospen zu ernähren wie etwa *Tannenhäher, Fichtenkreuzschnabel, Gimpel* und *3 Hühner*arten. Letztere eignen sich wegen ihres schwerfälligen Fluges auch nicht besonders als Zugvögel. Die Gruppe der *Meisen, Spechte, Baumläufer* und *Kleiber* ist auf Insektenlarven spezialisiert, die sie an Baumstämmen suchen, bzw. aus dem Holz herauspicken. Von den *Raubvögeln* bleiben nur *3 Kauzarten* und der *Habicht* im Winter zurück. Im Winter bleibt also nur ein ganz geringer Teil der heimischen Vogelfauna hier. Sie kann evtl. an bevorzugten Stellen durch *Wintergäste* – Strichvögel aus nördlicheren Gebieten ergänzt werden, z. B. *Bergfinken.* Insgesamt fällt gerade bei den Vögeln auf, wie sehr im Walde alles von der Insektenfauna abhängig ist.

Lurche (Amphibien) und Kriechtiere (Reptilien)

Vertreter der *Schwanz- und Froschlurche (Urodelen und Anuren)* spielen keine bedeutsame Rolle im mitteleuropäischen Wald. Als wechselwarme Tiere sind sie auf relativ hohe Temperaturen, verbunden mit Feuchtigkeit angewiesen, die sie weniger im geschlossenen Buchenwald als an offenen Stellen in Feuchtgebieten finden. Allein der *Feuersalamander (Salamandra salamandra L.)* gilt als typisch für Buchenwälder des mittleren Berglandes. Nach Regen auch tagsüber, ansonsten vornehmlich nachts geht er auf Jagd, nach Nacktschnecken, Würmern und Käfern. Man findet ihn gelegentlich, vor allem in seinem Winterquartier, vergesellschaftet mit dem *Bergmolch (Triturus alpestris L.).* Alle Vertreter der Lurche sind für ihre Fortpflanzung auf Gewässer angewiesen, in denen sich die Larven *(Kaulquappen)* entwickeln und in deren näherer oder weiterer Umgebung die erwachsenen Tiere dann leben.

Kröten (Bufo) sind besonders ortstreu, daher treten in jedem Frühjahr die *«Krötenwanderungen»* einer ganzen, oft sehr zahlreichen Population auf, die «ihrem» Laichgewässer zustreben. Von den Krötenarten kommt am häufigsten die *Erdkröte (Bufo bufo L.)* im Laubwald vor, aber auch sie meidet zu schattige Bereiche.

Auch einige Frösche kommen in Laubwäldern vor. Der *Laubfrosch (Hyla arborea L.)* meidet den tiefen Wald und lebt mehr an dessen Rande im lichten Gebüsch. Der *Grasfrosch (Rana temporaria L.)* bevorzugt warme, sonnige Ufer in Bachtälern. Der *Grünfrosch (Rana esculenta),* über den recht wenig bekannt ist, wurde z. B. in Westfalen speziell in Buchenwäldern nachgewiesen. Bis auf Grasfrosch und Erdkröte sind die einzelnen Arten jedoch außerordentlich selten und über ihre Ökologie ist erstaunlicherweise relativ wenig bekannt.

Auch *Schlangen,* z. B. einige Natter-Arten *(Colubridae), Eidechsen (Lacertidae)* und *Schleichen (Anguidae)* sind in der mitteleuropäischen Fauna und speziell in den Wäldern nicht sehr zahlreich vertreten und spielen somit ökologisch gesehen keine besondere Rolle. Als Wechselwarme lieben auch sie vor allem sonnige – und der Ernährung wegen – feuchte Plätze. So ist die *Zauneidechse (Lacerta agilis L.)* mehr an lichten Waldrändern zu finden, wo sie sich von Insekten, deren Larven und Würmern ernährt. Die *Waldeidechse (Lacerta vivipara L.)* bevorzugt auch lichte Stellen, jedoch mehr im Inneren des Waldes. Sie hat in etwa die gleichen Ansprüche an den Lebensraum wie die *Blindschleiche (Anguis fragilis L.).* Beide bevorzugen feuchte Wiesen und Laubwälder, wo sie sich von Nacktschnecken, Würmern und Insekten ernähren.

Schlangen finden sich in der Nähe von Gewässern, z. B. in halboffenen Buchenwäldern am Rande von Talsperren im mittleren Bergland, aber auch an kleineren Gewässern, mit einer gewissen Mindesttiefe von ca. 40 cm. Schlangen sind sehr selten; so wurde in Westfalen in Buchenwäldern nur vereinzelt die *Schlingnatter (Coronella austriaca Laur.)* in der Nähe von Feuchtgebieten nachgewiesen, während die *Ringelnatter (Natrix natrix L.)* geschlossene Laubwälder, jedoch auf trockeneren Standorten ebenfalls die Nähe von Gewässern bevorzugt. Ihre Nahrung besteht in erster Linie aus Fröschen und Molchen.

In letzter Zeit hat sich das Augenmerk der Landschaftspfleger und Naturschützer besonders auf die Amphibien und Reptilien gerichtet, da ihr Vorkommen, bzw. Nicht-mehr-Vorkommen bestimmte *Indikatorwerte für die ökologischen Verhältnisse* des Lebensraumes haben. Insbesondere das Verschwinden vieler kleiner Gewässer im Zuge der intensiven Kultivierung und Flurbereinigung innerhalb der letzten Jahrzehnte hat die Laichmöglichkeiten stark verringert und zur Verarmung der Artenvielfalt – nicht

nur der Amphibien und Reptilien –, beigetragen. Daher werden in den einzelnen Landschaften besondere Anstrengungen unternommen, die Amphibien- und Reptilienfauna zu untersuchen. Aus Westfalen liegt inzwischen von FELDMANN (1981) eine Bestandsaufnahme vor, die wegweisend für die Arbeit in anderen Landschaften sein könnte.

Schnecken (Gastropoden)

In Mitteleuropa weisen die Laubwälder die größte Artenvielfalt an Schnecken im Vergleich zu anderen Biotopen, wie z. B. Wiesen und Feldern auf. Dieses liegt zum einen an dem von Schnecken bevorzugten feuchten und ausgeglichenen Waldklima und der Vielfalt an Unterschlupfmöglichkeiten sowie dem Nahrungsangebot, zum andern aber auch daran, daß die Schneckenfauna Mitteleuropas naturgemäß ursprünglich überwiegend einer Waldfauna entstammt. Schnecken sind allerdings sehr anpassungsfähig; und so finden sich viele ursprüngliche Waldarten heutzutage im Bereich menschlicher Siedlungen und deren Kulturen, in denen sie z. T. beträchtlichen Schaden anrichten können.

Laut BERTSCH (1947) kommen in Buchenwäldern Süddeutschlands 70 Arten vor, von denen 5 besonders eng angepaßt sind. Für Wälder im mehr atlantischen Bereich geben KERNEY und CAMERON (1979) etwa 40 Arten an. Durch Kulturmaßnahmen des Menschen in den Wäldern, z. B. Ausräumen der Baumstümpfe und des Totholzes, Dränieren oder Feststampfen des Bodens bei Waldarbeiten, kann die Waldschneckenfauna empfindlich verarmen.

Nacktschnecken, von denen die roten bzw. schwarzen Wegschnecken der Gattung *Arion* und *Limax* besonders markante Vertreter sind, kommen besonders am und im Waldboden unter feuchten Steinen, Baumstämmen und Stümpfen vor. Sie sind besonders empfindlich gegen zu hohe Temperaturen und der damit verbundenen Austrocknungsgefahr. Die gehäusetragenden Schnecken sind demgegenüber unabhängiger, sie verkriechen sich tagsüber in ihr Gehäuse. Auch haben sie weniger Feinde als die Nacktschnecken. Da sie nicht so sehr auf Versteckmöglichkeiten angewiesen sind, kann man *Gehäuseschnecken* in ihren Nischen im Walde relativ leicht finden. Markante Vertreter von ihnen sind neben den relativ weit verbreiteten *Bänder- (Cepaea), Weinberg- (Helix pomatia)* und *Baumschnecken (Arianta)* typische Laubwaldarten der Gattungen *Goniodiscus, Helicodonta, Isognostoma, Acanthinula, Hygroma* sowie die Schließmundschnecken der Gattung *Causilia.* Schnecken sind fast immer nachts aktiv, ausschlaggebend ist dafür weniger die Lichtstärke als Feuchtigkeit und Temperatur, was daraus zu ersehen ist, daß sie auch tagsüber an regnerischen und kühlen Tagen besonders aktiv sein können.

Schnecken sind keine besonderen Nahrungsspezialisten. Die kleinen Arten leben vorwiegend von Algen und Pilzen im und am Boden, an Baumrinden sowie auf Steinen. Die größeren Arten fressen darüberhinaus auch Flechten, Großpilze, faulende Pflanzen, Früchte, Blüten und Keimlinge, während sie – im Wald – grüne, lebende Pflanzen weniger anrühren. Manche Arten leben darüber hinaus auch von Aas, wiederum andere sind carnivor und fressen z. B. Regenwürmer und Angehörige anderer Schneckenarten sowie deren Eier. Die Entwicklung der Schnecken beginnt im Boden, wohin die Eier – je nach Art zu 20–50 oder 100 und mehr – in Form von Laichballen abgelegt werden.

Die Mortalität der Schnecken ist im frühen Lebensalter durch Witterungseinflüsse, Feinde und Parasiten besonders groß. Auch viele Säuger und Vögel ernähren sich von Schnecken (vgl. Tab. 1.8 und 1.9). Dabei werden Gehäuse-Schnecken bevorzugt: Nager knabbern die Schalen auf, Vögel (z. B. Drosseln) zerschlagen die Schalen an Steinen; andere Vögel schlucken die Schalen kleinerer Schnecken ganz. Nacktschnecken dagegen werden nicht so gern gefressen. Parasitische Fliegen dezimieren Schnecken und deren Eier besonders häufig, ihre Larven entwickeln sich in den lebenden Tieren.

Auch carnivore Schnecken, vor allem aber Käfer, sind auf Schnecken und deren Eier spezialisiert; so lebt z. B. das sog. «Glühwürmchen» *(Lampyris noctiluca L.)* fast ausschließlich von Schnecken.

Die Bedeutung der Schnecken im ökologischen Gesamtgefüge des Waldes liegt vor allem darin, daß sie in besonderem Maße und in großen Mengen faulende Stoffe bzw. leicht in Fäulnis übergehende Materialien wie alternde Pilze, Obst usw. vertilgen und damit die Natur von Fäulnisgiften frei halten. Andererseits dienen sie selbst als Nahrung für andere Arten der Gemeinschaft.

Wie die Amphibien und Reptilien sollen in Zukunft auch die Schnecken für die ökologische

Beurteilung von Biotopen herangezogen werden. Dazu stellt MARTIN (1986) vergleichende Untersuchungen bzgl. der Schneckenfauna in für die heutigen Waldverhältnisse typischen Waldabschnitten an. Als Beispiel sind auf Abb. 1.4.2 die Artenzusammensetzung und -verteilung der Großschnecken sowie der Kleinschnekken in 3 verschiedenen Waldtypen, nämlich Kalkbuchenwald, Buchen-Eichenwald auf Stubensandstein und Kiefernforst auf Stubensandstein angeführt. Der untersuchte Buchenwald am Albtrauf bei Urach gehört zu den in Deutschland heute noch unberührtesten Wäldern, da er durch seine Steillage eine Schutzwaldfunktion hat und deshalb keiner wesentlichen Bewirtschaftung unterliegt. Die Werte von MARTIN zeigen zunächst einmal den Unterschied zwischen der Schneckenfauna auf Kalk und auf Sandstein: Die Kalkfauna ist wesentlich artenreicher und individuenreicher. Ein Vergleich zwischen Waldabschnitten auf Sandstein, die unterschiedlichen Bewuchs – Bucheneichenwald bzw. Fichtenwald – tragen, zeigt, daß die Schneckenfauna im Fichtenforst wesentlich ärmer ist: Es fehlen die Großschnecken überhaupt und die Kleinschnecken sind arten- und mengenmäßig ebenfalls reduziert.

Spinnen (Arachniden)

Eine der bedeutendsten Tiergruppen zur Regulierung des ökologischen Gleichgewichts im Walde sind die Spinnen. Angehörige dieser Ordnung besiedeln praktisch alle terrestrischen Lebensräume (und kommen sogar im Wasser vor). Von allen Tiergruppen der Erde sind *Webspinnen (Araneina)* mit 21 000 Arten am weitesten verbreitet.

Im Buchenwald sind allein nach BERTSCH (1947) aus 31 Spinnenfamilien ca. 90 Großspinnen- und 480 Kleinspinnenarten vertreten. Sie finden sich vom Boden bis in die Baumkronen und zeitweilig sogar in der Luft, wenn nämlich im Herbst die Jungtiere einiger Arten an Fäden schwebend vom Winde verbreitet werden. Sie

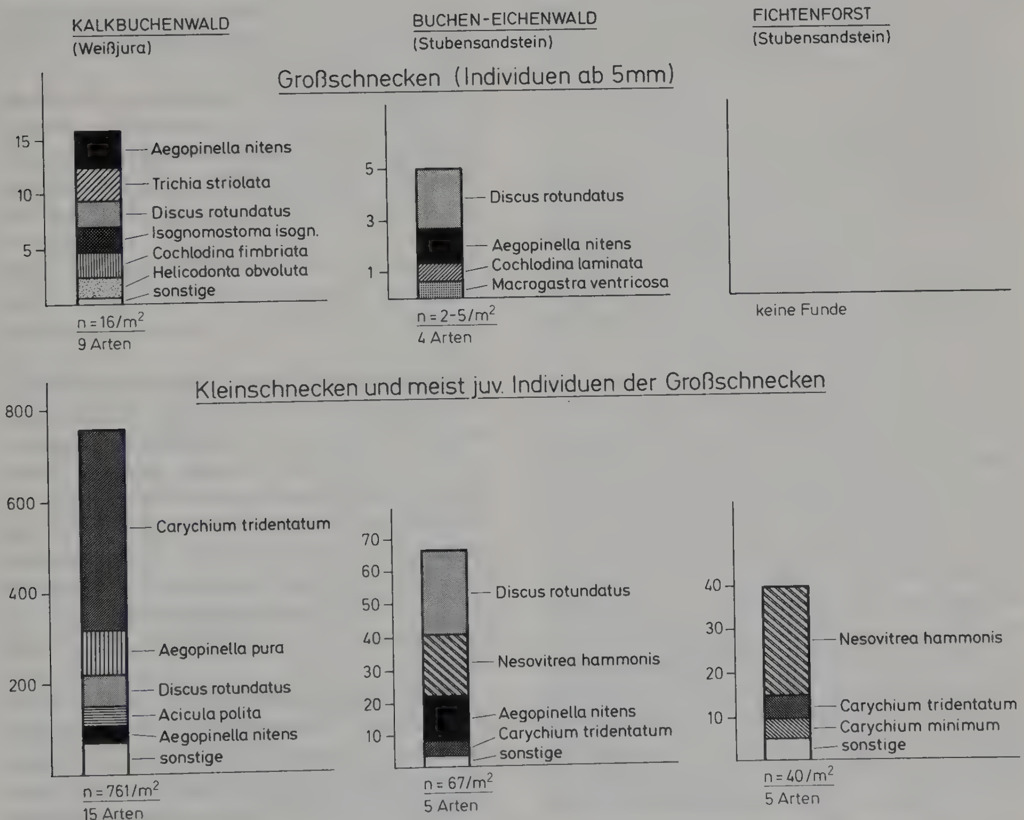


Abb. 1.4.2: Artenzusammensetzung und Verteilung der Schnecken in 3 verschiedenen Waldtypen.

ernähren sich überwiegend von lebenden Insekten. Die Beutetiere werden durch *Giftbiß* getötet, durch extraintestinale Vorverdauung aufgelöst und dann aufgesaugt.

Besonders groß ist die Anzahl und Variationsbreite der Webspinnen vor allem am Waldboden und in den unteren Waldschichten. Man unterscheidet *sessile* und *freilebende Arten*. Die sessilen leben in Röhrengespinsten, die entweder zugleich als Fangröhren dienen oder mit speziellen Fangvorrichtungen kombiniert sind, sodaß die Spinne ihren Wohnbereich nicht zu verlassen braucht. Die Familien und Arten unterscheiden sich durch ihren Netzbau, der von einfachen Klebeangeln bis zu komplizierten Reusenanlagen oder horizontal ausgebreiteten teller- oder fallschirmförmigen Netzen für laufende oder kriechende Beute reichen. Fliegende Insekten werden in vertikal aufgespannten Netzen verschiedener Form, Größe und Stabilität gefangen.

Die Mehrzahl der Bodenspinnen gehört jedoch zu den aktiv jagenden, keine Netze bauenden Spinnen. Sie leben zwar überwiegend tagsüber auch in Gespinstnestern am Boden, unter Laub oder Steinen sowie in Baumritzen, aber nachts ziehen sie auf Beutefang. Sie töten die Beute durch einen Giftbiß. Hierher gehören die großen *Raubspinnen (Pisanridae)*, *Wolfsspinnen (Lycosidae)* und kleineren *Springspinnen (Salticidae)*, die sich vor dem Absprung stets mit einem angehefteten Faden sichern. Die Spinnenart *Callilepis nocturna* frißt nur Ameisen. So ist insbesondere die Bodenschicht des Waldes von vielfältigem Spinnenleben gekennzeichnet und besonders arten- und individuenreich: Auf 1 m^2 leben ca. 50 bis 150 Individuen. Nach BAUER und ZIMMERMANN (1963) ist eine geringere Individuenzahl ein Indikator für ein gestörtes biologisches Gleichgewicht der Lebensgemeinschaft. Unschätzbar ist der Wert der Spinnen für die Schädlingsbekämpfung: Nach N. PREUTE (o. J.) frißt beispielsweise eine einzelne Spinne in ihrem Leben (meist ein Jahr, selten 2) ca. 2000 Insekten. Bei einer Abundanz von 150 Individuen pro m^2 könnten also ca. 300 000 Insekten allein von Spinnen vertilgt werden. Wie die Nahrungsaufschlüsselung für Säuger und Vögel in Tab. 1.8 und 1.9 bereits zeigt, werden Spinnen nur von einzelnen Arten gefressen. Das mag seine Ursache darin haben, daß aufgrund der Produktion von Gift zum Lähmen und Töten der Beute (Insekten und in südlicheren Ländern auch Wirbeltiere) alle Spinnen, auch die heimischen, mehr oder weniger giftig sind. So berichtet z. B. FLOERICKE (1919), daß eine gesunde Drossel nach Fütterung mit lebenden Kreuzspinnen einging. Andererseits gelten als natürliche Feinde der Spinnen die Schlupfwespen (Ichneumonidae), welche die durch Gespinste umhüllten Spinneneier befallen. Einige Spinnenarten suchen dies zu verhindern durch besonders feste und dicke Umhüllungen. Frisch geschlüpfte Spinnen sind besonders anfällig gegen Witterungseinflüsse; vor allem bei Kälte und Regen geht ein Großteil der Brut ein. Auch die während der Wachstumsphase fälligen Häutungen überstehen viele Spinnen nicht. Diesen natürlichen Verlusten entspricht eine hohe Eiproduktion: z. B. bei der *Kreuzspinne (Lycosa agrestis)* 600–2000 Eier je Kokon. Spinnen mit besonders intensiver Brutpflege *(Wolfsspinne)* haben ca. 60 Eier, während Spinnen in besonders geschützter, vor Feinden und Witterungseinflüssen weitgehend sicherer Umgebung (z. B. bei Höhlenspinnen) nur 4–5 Eier haben. Viele Arten treiben aktive Brutpflege, indem sie die Eipakete bis zum Schlüpfen mit sich herumtragen und das Schlüpfen bewachen. Die Wolfspinne z. B. trägt die Jungtiere anschließend auf dem Rücken mit sich herum.

Jungtiere anderer Webspinnen, z. B. *Krabbenspinnen (Diaea)* und anderer Zwergspinnen überwintern nach ihrer Verbreitung durch den Wind selbständig. Kreuzspinnen *(Aranea)* gehen jedoch im Herbst nach der Eiablage ein, hier überwintern nur die Eier, die Jungtiere schlüpfen erst im Frühjahr. Rund 85% aller heimischen Spinnen überwintern in der Streuschicht des Waldbodens (EISENBEIS und WICHARD 1985).

Oberhalb der Bodenzone weben vor allem in der höheren Kraut- und Strauchschicht sowie zwischen den Bäumen Angehörige der *Radnetzspinnen (Araneidae)* vertikal gestellte Netze zum Fang von fliegenden Insekten. Diese Netze können eine beträchtliche Größe und Stärke aufweisen. Am bekanntesten ist die Gemeine Kreuzspinne *(Aranea diadema L.)* aus dieser Gruppe, die ihre überzählig gefangene Beute fest umspinnt und an einem Faden als Vorrat aufhängt.

Diese summarischen Angaben aus der Biologie von Waldspinnen verdeutlichen die außerordentliche Bedeutung dieser Arthropodengruppe im ökologischen Gesamtgefüge des Waldes, besonders bei der Reduzierung von Schadinsekten.

Weberknechte (Opiliones)
Eine der ältesten Arthropodenordnungen, die schon aus den Solnhofner Jura-Schichten bekannt ist, stellen die zu den Spinnentieren gehörenden Weberknechte (Opiliones) dar. Sie haben eine weite Verbreitung auf dem Festland, bis in die Gletscherregionen der Alpen, wo sie auf Eis von eingewehten Insekten und Gletscherflöhen (Collembolen) leben. Im Wald kommen sie in allen Schichten, vom Boden bis in die Baumwipfel vor und sind im Gegensatz zu den solitär lebenden Spinnen mitunter recht gesellig (FLOERICKE, 1919). Sie haben keine Spinndrüsen und keinen giftigen Biß, jedoch sezernieren sie zum Schutz gegen Angreifer ein Sekret aus Stinkdrüsen am Prosoma, welches mit den langen dünnen 2. Beinpaaren auf andere Tiere getupft wird. Ameisen werden dadurch verjagt; auf viele Bodenarthropoden soll dieses Sekret tödlich wirken (EISENBEIS und WICHARD, 1985). Dies wäre vielleicht ein Schlüssel zur Klärung der noch offenen Frage, ob die Weberknechte aktiv jagen oder wie man bisher annahm – auch aufgrund ihres zarten Körperbaus und ihrer Mundwerkzeuge –, sich nur von totem tierischen und pflanzlichen Material ernähren. Einige Arten fressen jedoch erwiesenermaßen Schnecken (KAESTNER, 1959). Wahrscheinlich fressen sie auch Blattläuse, da sie auf blattlausreichen Pflanzen ebenfalls zu sehen sind.

Insgesamt jedoch dürfte ihre Bedeutung für das Ökosystem des Waldes nicht sehr groß sein.

Milben (Acari)
Eine weitere sehr artenreiche Ordnung der Arachnoiden bilden die Milben, überwiegend mikroskopisch kleine Tiere, von denen weit über 10 000 Arten bekannt sind. Über die Hälfte von ihnen lebt im Boden. Viele parasitieren auf Tieren. *Freilebende Raubmilben* ernähren sich von Nematoden, Collembolen und andern Milben, sowie von Eiern und Larven verschiedener Insekten. Manche Milben sind Nahrungsspezialisten, andere Arten wiederum sind polyphag. Die *Bodenmilben,* zu denen auch die mit besonders dickem Chitinpanzer ausgerüsteten Hornmilben (Oribatiden) gehören, werden ernährungsphysiologisch nach EISENBEIS und WICHARD (1985) in 3 unterschiedliche Gruppen eingeteilt: 1. Mikrophytophagen, die sich von Algen, Pilzhyphen und Pilzsporen ernähren; 2. Makrophytophagen, die von Laub, Nadeln oder Holz leben sowie 3. Nichtspezialisten, die also sowohl mikro- wie makrophytophag sind. Letztere spielen aufgrund ihrer Freßtätigkeit eine große Rolle als Primärzersetzer des Falllaubs; die Mikrophytophagen beeinflussen die mikrobielle Bodenaktivität. Auf sie allein entfallen 50% der Zersetzung von Bodenpilzen.

Aus diesen Gegebenheiten wird ersichtlich, daß die Milben, – wenngleich zwar keinen direkt auffälligen, – so jedoch einen dennoch sehr beachtenswerten Faktor im ökologischen Gefüge eines mitteleuropäischen Waldes darstellen.

Schmetterlinge (Lepidopteren)
Nur zur Blütezeit der Frühlingsblüher finden sich einige nektarsaugende *Tagfalter,* wie z. B. *Zitronenfalter (Gonopterys rhamni L)* oder *Tagpfauenauge (Vanessa io L.)* im Walde. Die Mehrheit der Schmetterlinge des Buchenwaldes gehört fast ausschließlich zu den *Nachtfaltern,* die in unvermutet hoher Anzahl vorkommen: Nach BERTSCH (1947) kommen von den 1300 mitteleuropäischen Arten 550 spezifisch im Buchenwald vor. Allein an Buchenblättern wurden Raupen von 75 Arten festgestellt, an Eichen sogar 223. Da die meisten Falter und auch ihre Raupen dämmerungs- bzw. nachtaktiv sind, ist es sehr schwer, sich diese Artenfülle vorzustellen. Sie wird nur noch von den Käfern übertroffen.

Die Hauptgruppen der *Nachtschmetterlinge sind Schwärmer (Sphingiden), Spinner (Bombyciden), Eulen (Nocturiden)* und *Spanner (Geometriden).* Dazu kommen noch viele Kleinschmetterlingsgruppen, wie z. B. *Gespinstmotten (Ypomoneutiden), Holzbohrer (Cossiden)* und *Wickler (Tortriciden).* Bei den Schmetterlingen ist die Koevolution von Pflanzen und Tieren besonders deutlich: Es ist für sie charakteristisch, daß die Raupen nur bestimmte Futterpflanzen, bzw. ganz bestimmte Teile davon befallen. Ihre Schutzfärbung und Tarnung ist ebenfalls den Wirtspflanzen angepaßt, sodaß manchmal Raupen und Zweige sehr ähnlich aussehen können, wie z. B. bei einigen Spanner-Arten.

Je reicher also in einer Waldgesellschaft die Begleitflora ist, umso artenreicher ist auch die Schmetterlingsfauna. Ernährungsmäßig ist das Raupenstadium der eigentlich aktivste Lebensabschnitt dieser holometabolen Insekten. Das Raupenstadium durchläuft mehrere Häutungsphasen bis zum Eintritt ins Puppenstadium, in welchem sich durch völlige Umstrukturierung der eigentliche Schmetterling, das Imago, entwickelt. Viele adulte Schmetterlinge sind nicht

einmal mehr zur Nahrungsaufnahme befähigt, sondern ihr einziger Lebenssinn besteht darin, sich fortzupflanzen. Schwärmer und Eulen jedoch nehmen z. B. Pflanzensäfte und Nektar auf.

Die Schmetterlingsraupen nutzen ein weites Spektrum der pflanzlichen Nahrung – Art für Art jeweils eng spezialisiert: Blätter und Nadeln ganzer Bäume werden kahlgefressen, minierende Raupen zerstören Blätter, Rinde, Stengel und Zweige von innen her, bohrende Raupen fressen sich in Früchte, Samen, Nüsse, Eicheln, Bucheckern und Holz. Manche Schmetterlinge neigen zu Massenvermehrungen und sind daher gefürchtete Forstschädlinge (Tab. 1.10).

Schmetterlinge sind auf allen Entwicklungsstadien, besonders aber als Raupen und Puppen, bevorzugte Beute und Hauptmasse der Nahrung von im Walde lebenden insektenfressenden Vögeln, Ameisen, Spinnen usw.

Tab. 1.10: Forstschädliche Schmetterlinge (ergänzt nach Bauer und Zimmermann, 1963).

Familie	Arten	befällt
Spinner (Notodontidae)	Goldafter (Euproctis chrysorrhoea)	Laub-(Obst)bäume
	Kiefernspinner (Dendrolimus pini)	Kiefern
	Nonne (Lymantria monacho)	Nadel- und Laubbäume
	Schwammspinner (Lymantria dispar)	Laub-(Obst)bäume
Eulen (Noctuidae)	Forleule (Panolis flammea)	Kiefern
	Kiefernsaateule (Agrotis vestigialis)	Kiefernsaat
Spanner (Geometridae)	Kiefernspanner (Bupalus piniarius)	Kiefern
	Buchenfrostspanner (Cheimatobia boreata)	Buchen
	Gemeiner Frostspanner (Cheimatobia brumata)	Obstbäume
	Großer Frostspanner (Hibernia defoliaria)	Laubhölzer (Obst)
Holzbohrer (Cossidae)	Blausieb (Zeuzera pyrina)	Roßkastanie, Esche
	Weidenbohrer (Cossus cossus)	verschiedene Laubhölzer
Zünsler (Pyralidae)	Fichtenzapfenzünsler (Dioryctria abietella)	Fichte
Wickler (Tortricidae)	Fichtenrindenwickler (Laspeyresia pactolana)	Fichten
	Grauer Lärchenwickler (Semasia diniana)	Lärchen
	Grüner Eichenwickler (Tortrix viridiana)	Eichen
	Kieferntriebwickler (Evetria buoliana)	Kiefern
	Lärchenrindenwickler (Laspeyresia zebeana)	Lärchen
	Tannentriebwickler (Cacoecia muriana)	Weißtanne, Fichte
Motten (Incurvariidae + Hyponomentidae)	Lärchenminiermotte (Coleophora laricella)	Lärchen
	Eschenzwieselmotte (Prays curtisellus)	Eschen

Besondere Waldschäden durch Schmetterlinge

Art		Gebiet	Schaden
Kiefernspinner:	1791/92	Mark Brandenburg	166 000 ha
	1962/72	Sachsen, Brandenburg, Pommern, Posen, Westpreußen	1,77 Mill. ha, 2 Mill. fm
Nonne:	1845/67	Ostpreußen, Weißrußland	402 000 km², 184 Mill. fm
	1917/27	Böhmen, Mähren, Schlesien	106 000 km², 14 Mill. fm
	1947/50	Franken, Oberpfalz	
Forleule:	1922/24	Nordostdeutschland	500 000 ha, 20 Mill. fm
	1931	Nürnberger Reichswald	
Kiefernfrostspanner:	1892/96	Franken, Oberpfalz	1,2 Mill. fm
	1924/26	Oberfranken, Oberpfalz	
	1939	Mecklenburg	

Insbesondere die Schlupfwespen und Fliegen legen ihre Eier in Raupen ab, in denen sich ihre Maden dann entwickeln und die Raupe dabei abtöten. Fliegende Nachtfalter sind auch die Hauptnahrung von Fledermäusen. In Anpassung an deren Ultraschall-Jagd reagieren manche Arten auf Ultraschall.

In der ausgewogenen Lebensgemeinschaft eines gesunden Waldes besteht kaum die Gefahr von Schmetterlingsmassenvermehrungen mit nachfolgenden Waldschäden. So kommt z. B. der Buchenspinner überall in Mitteleuropa nur relativ selten vor; großflächige Schädigungen in Buchenwäldern wurden durch ihn noch nicht bekannt. Anders ist es hingegen mit den Spinnern, von denen z. B. die *Nonne (Lymantria monarcha L.)* vorzugsweise auf Nadelbäumen vorkommt.

Die Möglichkeit ihrer explosionsartigen Vermehrung wurde vom Menschen durch die Pflanzung plantagenähnlicher Forste, insbesondere mit standortsfremden Nadelhölzern gefördert. In diesen artenarmen Wäldern sind die sonstigen Lebensgemeinschaften derart verarmt, daß nicht genügend Feinde des Schmetterlings vorhanden sind, um dessen Entwicklung zur Massenvermehrung zu stoppen. Durch seinen Massenbefall wurden riesige Waldflächen vernichtet. Einige diesbezügliche Beispiele aus den letzten 100 Jahren in Europa sind in Tab. 1.10 wiedergegeben.

Wegen ihrer großen Bedeutung für die Wälder sind die Schmetterlinge z. T. recht genau erfaßt worden. So untersuchte z. B. Schwerdtfeger 1978 den Verbleib und die Entwicklung der einzelnen Stadien an der *Forleule (Panolis flammea)* bezogen auf jeweils 1 m^2 Untersuchungsfläche: Von zunächst 127 Puppen pro m^2 fielen 95 Räubern und 6 Krankheiten und der Witterung zum Opfer, es schlüpften nur 26 Falter. Von diesen fielen 15 dem Wetter, jedoch nur einer den Räubern zum Opfer. Von 100% Puppen blieben nur 8% als Schmetterlinge zur Fortpflanzung erhalten, wovon bei Annahme der Ausgewogenheit beider Geschlechter also nur 4% der Imagines zur Eiablage kommen konnten. In einem zweiten Untersuchungsabschnitt wurde die Anzahl der Entwicklungsstufen Ei – 5 Raupenstadien – Verpuppung – Puppe pro m^2 verfolgt: Von 588 Eiern gingen 82 verloren, davon 50% durch Witterungseinflüsse, 40% waren unbefruchtet, 10% nahmen Räuber. Die aus den verbliebenen Eiern geschlüpften Raupen durchliefen bis zu ihrer Verpuppung 5 Stadien mit Zwischenhäutungen. Im ersten waren die Verluste mit 147 von 506 Individuen am höchsten, davon ca. 50% durch Witterungseinfluß, ca. 25% durch Hunger und ca. 25% durch Räuber. In den weiteren Raupenstadien, besonders in den letzten beiden, dezimierten die Parasiten Schlupfwespen und Fliegen (Tachiniden) die Zahl, während der Anteil an Raubverlusten z. B. durch Vögel relativ niedrig und konstant blieb. Die Verluste waren insgesamt so hoch, daß pro m^2 Fläche schließlich nur 0,3 Puppen übrig blieben, d. h. von 100% der untersuchten Eier erreichten nur 0,05% das Puppenstadium. Setzt man diese Werte der beiden Untersuchungsabschnitte zueinander in Beziehung, so kommt man auf einen Totalverlust von 99,996% der Einzelindividuen im Beobachtungszeitraum. Insbesondere die witterungsabhängigen Verluste bei Eiern und 1. Raupenstadium der Falter schlagen hier besonders zu Buche, sodaß eine markante Abnahme der Population allein hieraus zu erklären ist. Da eine Forleule *(Panolis flammea)* lt. Garms (1977) ca. 250 Eier legt, müßten zum Ersatz der Elterntiere 2 von 250, das sind 0,8% der sich entwickelnden Individuen überleben, damit eine gleichstarke Population erhalten bliebe.

Käfer (Coleopteren)

Die Käfer bilden in Mitteleuropa die artenreichste Arthropoden-Gruppe. Von ca. 6800 Arten kommen etwa 1500 im Buchenwald vor; von diesen sind 200 Arten eng an ihn angepaßt (Bertsch, 1947). Nach Bauer und Zimmermann (1963) sind etwa 320 Arten in den Wäldern (einschließlich der Nadelwälder) häufig vorkommende Arten. Die Käfer gehören, wie die Schmetterlinge, zu den holometabolen Insekten, mit Larven-, Puppen- (= Nymphenstadium) und Imagostadium. Die Ernährungsweise der Larven der einzelnen Arten ist unterschiedlich: phytophag, carnivor, polyphag oder eng spezialisiert. Dabei kann sich die Ernährungsweise des Imago gänzlich von der der Larven unterscheiden. Die Kenntnis der ersten Lebensphase vieler Käfer ist häufig noch weitgehend unbekannt, schon allein aufgrund der riesigen Artenfülle. Die meisten Larven leben im Boden, andere in und an Pflanzen und Bäumen aller Art, sowie in faulendem pflanzlichen und tierischem Material. Es werden von den Käfern praktisch alle sich bietenden Nahrungsquellen ausgenutzt. Die Käfer werden in 2 Hauptgruppen eingeteilt: in *Adephaga* und *Polyphaga*. Zur ersteren Gruppe gehören die *Raubkäfer (Carabiden* und *Cincindeliden)*, der gesamte Rest zur zweiten Gruppe, die wesentlich formenreicher ist, auch hinsichtlich ihrer Ernährungsweise (Reitter, 1909).

Die *Carabiden* (Laufkäfer) sind wohl seit alters her am besten untersucht worden. Diese zumeist ungeflügelten Käfer leben am und im Boden von anderen Insekten, Regenwürmern und Schnecken. Ihre Larven fressen Bodeninsekten. Die Carabiden des Buchenwaldes wurden u. a. besonders im Rahmen des Solling-

Tab. 1.11: Forstschädliche Käfer (nach BAUER und ZIMMERMANN 1963 ergänzt).

Familie	Art	Schädigung durch Käfer	Schädigung durch Larven
Blatthornkäfer (Melolonthidae)	Feldmaikäfer (Melolontha melolontha)	Fraß an Laubbäumen (Eiche)	Fraß an jungen Pflanzenwurzeln in Waldkulturen
	Waldmaikäfer (Melolontha hippocastani)	lokal massenhaft	
Prachtkäfer (Buprestidae)	Grüner Laubholzprachtkäfer (Agrilus viridis)		in sämtlichen Holzteilen von Laubbäumen nagend
	Großer Kiefernprachtkäfer (Calcophora mariana)		unter Rinde in Kiefern nagend
	Vierpunktprachtkäfer (Anthaxia quadripunctata)		Laubbaumholzfresser
	Zweibindiger Eichenprachtkäfer (Coraebus bifasciatus)		Eichenholz u. a. nagend
Werftkäfer (Lymexylonidae)	Schiffswerftkäfer (Lymexylon navale)	Holzfresser, bes. Eiche	Holzfresser wie Käfer
	Bohrkäfer (Lymexylon dermestiodes)	Holzfresser, bes. Buche und Ahorn	Holzfresser wie Käfer
Pflasterkäfer (Meloidae)	Spanische Fliege (Lytta vescicatoria)	Blattfresser, massenhaft an Eschen	carnivor, fressen Engerlinge
Bockkäfer (Cerambycidae)	Großer Pappelbock (Saperda carcharias)	lebendes und totes Holz, bes. von Pappeln	
	Kleiner Pappelbock (Saperda populnea)	auf Pappeln	verursachen Wucherungen an Pappeln
	Widderbock (Clytus rhamni)	Fraß an Laub und Blüten	
	Fichtenbock (Tetropium castaneum)	frischgefällte Nadelhölzer, Käfer und Larve	
	Großer Eichenbock (Cerambyx cerdo)	Eichenholzfresser, Käfer und Larve	
	Eichenwidderbock (Tetropium luridum)	in gefällten Nadelhölzern, Käfer und Larve	
Blattkäfer (Chrysomelidae)	Roter Pappelblattkäfer (Chrysomela populi)	fressen Blätter von Pappeln, Käfer und Larve	
	Blauer Erlenblattkäfer (Agelastica alni)	fressen Blätter von Erle, Käfer und Larve	
	Eichenerdfloh (Haltica quercetum)	fressen junge Eichenblätter, Käfer und Larve	
Rüsselkäfer (Curculionidae)	Grünrüßler (Phyllobius calcaratus)	Massenvermehrung	im Holz, Rindenwucherung
	Erlenwürger (Cryptorrhynchus lapathi)	an Erlen, Weiden, Pappeln	im Holz
	Großer brauner Rüsselkäfer (Hylobius abietis)	an jungen Nadelhölzern	
	Kiefernstangenrüßler (Pissodes piniphilus)	an jungen Kiefern	im Holz
	Kiefernaltholzrüßler (Pissodes pini)	an Kiefern	bohrt unter der Rinde
	Harzrüßler (Pissodes harcyniae)	bohrt an gesunden Fichtenstämmen	
	Kiefernjungholzrüßler (Pissodes notatus)	an jungen Kiefern, Käfer und Larve	
	Kiefernnadelrüßler (Brachyderes incanus)	auf Nadelhölzern	
	Großer schwarzer Rüsselkäfer (Otiorrhynchus niger)	auf Nadelhölzern	

Tab. 1.11: Fortsetzung

Familie	Art	Käfer-Schädigung	Schädigung durch Larven
Borkenkäfer* (Scolytidae)	Großer Ulmensplintkäfer (Scolytus scolytus)		im Splintholz von Ulmen, Pappeln, Hainbuchen, Weiden
	Großer Eschenbastkäfer (Hylesinus crenatus)		in Borke von Esche (Flieder, Eiche)
	Großer Waldgärtner (Myelophilus piniperda)	nagen Astspitzen ab Fichte und Lärche	in Rinde unterer Stammbereich
	Kleiner Waldgärtner (Myelophilus minor)	überwintern in Astspitzen von Kiefern	unter dünner Kiefernborke
	Riesenbastkäfer (Dendroctonus micans)	auf Fichte und Kiefer	im Splintholz
	Doppeläugiger Fichtenborkenkäfer (Polygraphus polygraphus)	auf Fichten	in verschiedenen Holzschichten und Rinde
	Zweizähniger Kiefernborkenkäfer (Pityogenes bidentatus)	unter Rinde in Kiefern und Fichte	unter Rinde und im Splintholz
	Vierzähniger Kiefernborkenkäfer (Pityogenes quadridens)	unter Rinde in Kiefern und Fichte	unter Rinde und im Splintholz
	Buchdrucker (Ips typographus)	unter Rinde von Fichten, Käfer und Larve	
	Kleiner Buchdrucker (Ips amitinus)	unter Rinde von Kiefern, Lärchen und Fichte, beide	
	Großer Lärchenborkenkäfer (Ips cembrae)	unter Rinde von Lärchen, Käfer und Larve	
	Kupferstecher (Pityogenes chalcographus)	unter Fichtenrinde, Käfer und Larve	
	Krummzähniger Tannenborkenkäfer (Ips curvidens)	unter Weißtannenrinde	im Holz
	Nutzholzborkenkäfer (Xyloterus lineatus)	unter Weißtannenrinde	im Holz
	Eichenkernholzkäfer (Platypus cylindrus)	im Holz von Laubbäumen (Kastanie, Buche, Esche), Käfer und Larve	

* Schäden durch verschiedene Borkenkäferarten insbesondere an Nadelholz

1857/62	Ostpreußen	4 Mill. fm
1868/75	Böhmen, Bayrischer Wald	4 Mill. fm
1944/51	ganz Mitteleuropa	30 Mill. fm

Projekts in Niedersachsen erfaßt. Es sei auf die Arbeit von Weidemann (1972) verwiesen, der die Bedeutung der Laufkäfer im Buchenwaldökosystem untersuchte. Thiele (1977) z. B. versuchte die Vergesellschaftung von 47 Carabidenarten mit bestimmten Waldgesellschaften (Assoziationen) zu korrelieren. Unterschieden wurden dabei 1. das Fagetum des Berglandes, 2. das Querceto-Carpinetum des Berglandes, 3. das Querceto-Carpinetum des Flachlandes, 4. das Fraxino-Ulmetum des Flachlandes, 5. das Fago-Quercetum, 6. das Querco-Betuletum des Berglandes sowie 7. das Querco-Betuletum des Flachlandes. Jeder Waldtyp wies eine Anzahl von Carabidenarten zwischen 28 und 32 auf. Dabei zeigten sich markante Unterschiede in den Präferenzen der einzelnen Arten für die verschiedenen Waldgesellschaften. In jedem Waldtyp kamen dabei zwischen 12 und 25 Arten vor, die hier über 50% ihres gesamten Vorkommens hatten.

Zur Unterordnung der *Polyphaga* gehört der weitaus größte Teil der Käfer und der heimischen Fauna überhaupt. In den verrottenden Baumstümpfen von Eichen und Buchen wachsen in ca. 4–6 Jahren die Larven des markantesten und größten aller Waldkäfer, nämlich des *Hirschkäfers (Lucanus lucanus L.)*, der heute sehr selten geworden ist, weil die Baumstumpen in den modernen Forstbetrieben möglichst aus den Wäldern entfernt werden. Wie die Larve, so ernährt sich auch der Käfer selbst von Mulm, zusätzlich jedoch auch von ausfließenden Baumsäften. In den Wäldern gibt es regional insge-

samt 7 Arten der *Lucaniden (Hirschkäfer*-artige*)*, die übrigen sind jedoch nicht so groß wie der Hirschkäfer selbst mit bis zu 75 mm Länge und 25 mm Breite.

Eine Reihe von phytophagen Käfern, die sich von frischem Material – Blättern, Säften und Holz – ernähren, neigen zu Massenvermehrungen, die u. a. witterungsbegünstigt und aufgrund der Unausgewogenheit und Artenverarmung der Lebensgemeinschaft in Kulturwäldern große Schäden verursachen können.

Tab. 1.11 gibt eine Auswahl von forstschädlichen Käfern für Laub- und Nadelwälder nach Bauer und Zimmermann (1963) an sowie ergänzend hierzu Angaben über ihre Schadbilder. Mit der Rolle phytophager Käfer im Buchenwaldökosystem befaßten sich u. a. Funke et al. (1973). An bereits gut erforschten Arten, deren Larvenstadium leicht zugänglich ist, wurde der Frage nach dem Energieumsatz während eines Individualzyklus sowie dem von Populationen nachgegangen. Die Höhe der Umsatzleistungen einer Population oder einer größeren Einheit könnte dabei als Maß für die Stellung dieser Gruppe im Gesamtökosystem gewertet werden. Am Beispiel der *Rüsselkäfer-(Curculioniden-)* Art *Rhynchaenus fagi,* die Löcher in Buchenblätter frißt, während die Larven in Buchenblättern minieren, sowie dem Rüßler *Phyllobium argentatus L,* dessen Larven im Boden leben, konnte gezeigt werden, welche Energiemengen während der Ausbildung zum Imago benötigt werden. Bei *Rhynchaenus fagi* beispielsweise ist der Energieumsatz während der Entwicklung ca. 10mal so hoch wie der Energie-Endgehalts-Wert des fertigen Imago. Diese Untersuchungen können jedoch nur überschlägige Werte ergeben, denn auch bei den Käfern dürften die Verluste an lebender Substanz, – wie bei Schmetterlingen – während eines Individualzyklus ganz enorm sein und den Energiewert einer Art beträchtlich erhöhen. Es ist also weiterhin hilfreich, zunächst die durchschnittlichen Entwicklungschancen der abgelegten Eier zu erforschen, um danach zum Energieumsatz von Populationen zu kommen, die durchaus von Musterbeispielen, die an anderen ähnlichen Arten gewonnen wurden, stammen könnten.

Bis jetzt ist ein Gesamtüberblick darüber, wieviel Energie aus pflanzlicher Substanz über die Phytophagen als Primärkonsumenten die Nahrungsnetze und Nahrungsketten der Sekundärkonsumenten – nämlich der zoophagen und aasfressenden Tiere –, gelangt, noch weitgehend offen. Die Frage nach den Energiebilanzen insgesamt in der Natur ist jedoch letztlich zweifellos mit das wichtigste Anliegen der Ökologie. Diesbezüglich bietet gerade die Coleopterenfauna des Waldes einen recht guten Einblick in die großartige Fülle der Diversität und Individualität des Lebendigen, sowie in deren Anpassungsfähigkeit an Raum und Nahrungsangebot. Der Artenreichtum an Coleopteren innerhalb der Waldlebensgemeinschaft ist insgesamt möglich aufgrund des hohen Grades der Spezialisierung und Einnischung der einzelnen Arten als Abgrenzung gegenüber anderen Arten mit ähnlichen Lebensansprüchen.

So unterscheiden sich beispielsweise die Blattläuse-fressenden *Marienkäfer (Coccinelliden)* in ihrer Präferenz von Blattläusen auf bestimmten Pflanzenarten und kommen auf diese Weise nicht in Futterkonkurrenz mit verwandten Arten. Andere Beispiele liefern holzbohrende *Borkenkäfer,* die die gleichen Baumarten befallen: einige bohren im unteren Bereich der Stämme unter der dicken Borke, andere in den Astspitzen oder jungen Zweigen und bevorzugen dünne Rinde.

Der großen, durch ihre Schädigungen der Bäume bekannteren Phyllophagen-Gruppe unter den Polyphagen stehen ebenso zahlreiche Arten von Käfern gegenüber, die sich von anderen Insekten ernähren. Sehr wichtig sind hier diejenigen, die unter der Rinde nach holzbohrenden Arten jagen, wie z. B. der *Scheinrüßler (Rhinosimus planirostris),* der sich von Borkenkäfern und deren Larven ernährt.

Marienkäfer (Coccinelliden) sind besonders durch das Vertilgen großer Mengen von Blattläusen und Spinnmilben im Gesamtsystem sehr wichtig. Nicht nur lebende Substanz wird dezimiert, ein großer Teil der Käfer ist auch spezialisiert auf tote pflanzliche oder tierische Stoffe. Letztlich nutzen sie darin gespeicherte Energien als Nahrung für sich oder ihre Larven. Aus der Gruppe der *Aaskäfer (Sylphiden)* hat sich z. B. der *Totengräber (Necrophorus investigator)* darauf spezialisiert, in großer Geschwindigkeit kleine Wirbeltierleichen durch Unterwühlen in die Erde zu versenken und abzudecken, nachdem er in ihnen seine Eier abgelegt hat. Andere Arten vergraben zuvor selbst erlegte Raupen, die gelähmt vergraben werden. Ein Vertreter der *Glanzkäfer (Nitidula bipunctata)* bevorzugt dagegen altes, vertrocknetes Aas. Die Gruppe der *Mistkäfer (Coprophagen)* ernährt sich und ihre Larven von Exkrementen, die in Pillenform zu-

sammengerollt als Nahrungsvorrat mit den Eiern eingegraben werden. So könnten die Beispiele der hohen Artenzahl wegen immer weiter fortgeführt werden. Der merkwürdigste Käfer der heimischen Laubwälder, der Leuchtkäfer *(Lampyris noctiluca)* sollte zum Schluß noch erwähnt werden: Die Anlockung der Geschlechter erfolgt bei ihm im Gegensatz zu den sonst verwendeten Duftstoffen mit Hilfe von Licht, welches in rhythmischer Folge als Erkennungszeichen ausgesendet wird.

Hautflügler (Hymenopteren)

Die Hautflügler sind im ökologischen Beziehungsgefüge eine ganz bedeutende Gruppe, und zwar aufgrund der Art und Weise, wie sich die Larven ernähren, bzw. ernährt werden.

Die *Blattwespen (Tenthredinidae)* unter den Hautflüglern entwickeln sich in grünen Pflanzen oder im Holz; zu ihnen gehören gefürchtete Schädlinge, wie die *Buschhornblattwespe (Diprion), Gespinstblattwespe (Vesphaleia), Kiefernblattwespe (Athalia colibri)* sowie die besonders große *Holzwespe (Xiphydria),* deren Larven sich 3–4 Jahre im Holz entwickeln und dieses aufgrund ihrer großen Fraßgänge entwerten. Die Gruppe der *Schlupfwespen (Ichneumoniden)* sind Parasiten, deren Larven sich in den Larven anderer Insekten bzw. Spinnen entwikkeln und dabei das Wirtstier abtöten. Schlupfwespen mit ihren 30 000 Arten und *Schlupfwespenverwandte (Braconidae)* mit 6000 Arten sind über die ganze Erde verbreitet. Sie sind jeweils hoch spezialisiert auf bestimmte Insektenarten, in deren Eier oder Larven sie ihre Eier mittels Legestacheln ablegen. Im Innern des Wirtstieres ernährt sich die Schlupfwespenlarve zunächst von den Körpersäften, in den letzten Stadien ihrer Entwicklung frißt sie jedoch das Wirtstier von innen her auf, die lebenswichtigsten Organe zuletzt. Danach schlüpft sie zu ihrer Verpuppung aus dem inzwischen toten Tier heraus.

Die Schlupfwespen haben auch Arten entwikkelt, die sich auf andere Schlupfwespenarten spezialisiert haben. Bei diesen handelt es sich um besonders interessante Beispiele des Überparasitismus: Der Parasit wird selbst von Parasiten befallen.

Zu den Schlupfwespen gehört auch die Gruppe der *Gallwespen (Cynipidae).* Sie sind Schmarotzer an Pflanzen – insbesondere an Blättern und Zweigen, an denen sie Wucherungen und Umbildungen hervorrufen, die je nach Art unterschiedlich sind. Die Larven ernähren sich innerhalb dieser Gebilde durch Fraß an der Gallenwandung. Sicher sind spezifische chemische – eventuell Wuchsstoffe – Auslöser dieser Umbildungen.

In Mitteleuropa gibt es Gallbildungen an allen einheimischen Bäumen und anderen Pflanzen mit über 3000 verschiedenartigen Formen von Gallen; allein 20 verschiedene Blattgallen kommen an der Rotbuche vor.

Im gesamten ökologischen Geschehen jedoch haben die blattgallenerzeugenden Hautflügler wohl keine so große Bedeutung, wie die in Insekten parasitierenden Gruppen.

Von überragender Bedeutung für das Gesamtfunktionieren der Lebensgemeinschaft ist vor allem die Gruppe der *Stechimmen (Aculeata).* In diese Unterordnung gehören außer den Termiten alle *staatenbildenden* Insekten, wie die *Bienen* und *Hummeln (Apiden), Wespen (Vespidae),* und *Ameisen (Formicidae).* Namentlich die Bienen und Hummeln sind als Blütenbestäuber im Gesamtgeschehen der Natur unersetzlich, da in Koevolution außer den Windbestäubern alle Blütenpflanzen in Mitteleuropa auf Insektenbestäubung angewiesen sind, im Walde z. B. Ahorn und Kirsche und viele Arten der Krautschicht. Die Verschränkung der Blütenbiologie mit der Brutfürsorge der Insekten ist eines der augenfälligsten Beispiele für die gegenseitigen Beziehungen zwischen Pflanze und Tier. Besondere Duftstoffe und Farben locken in spezifischer Weise die zur Bestäubung notwendigen Insekten an. Manche Blüten werden z. B. nur durch Bienen, andere nur durch Hummeln bestäubt; es kommen dafür alle nektar- und pollenfressenden Insektenarten infrage.

Die Bedeutung der staatenbildenden Insekten liegt vor allem in der flächendeckenden Nutzung des Nahrungsangebots in bestimmtem Umkreis um den Stock, bzw. das Nest und dem ganzjährigen Bedarf an Futter.

Ein Bienenvolk zählt eine Königin, zwischen 20 000 und 80 000 Arbeitsbienen (in Ausnahmefällen bis zu 300 000) und 300 Drohnen. Der Aktionsradius beträgt je nach Blütenangebot ca. 1–3 km um den Stock. Wie bei allen Aculeata wird die Nahrung für die Aufzucht der Brut zum Nest befördert. Dieser Bedarf ist ungeheuer: eine Larve nimmt in den ersten 6 Tagen nach dem Schlupf durch intensive Fütterung das 500fache ihres Anfangsgewichts zu! Es ist also dieser hohe, während der ganzen Blütezeit vom zeitigen Frühjahr bis in sonnige Spätherbsttage nicht endende Bedarf an Pollen und Nektar, der

es erlaubt, die pflanzliche Fortpflanzung an diese Brutfürsorge von Insekten koevolutiv zu knüpfen.

Die in Mitteleuropa heimische *Honigbiene (Apis mellifica)* hat gegenüber ihren wildlebenden Verwandten bereits seit langem den Status eines Haustieres erreicht und stellt heutzutage einen beträchtlichen Wirtschaftsfaktor dar. Nach Bauer und Zimmermann (1963) wurden 1961 in der Bundesrepublik Deutschland 1,3 Millionen Bienenvölker gehalten. Wilde Bienenstöcke sind infolge der mangelnden Nahrungsgrundlage im plantagenartigen Forstbetrieb und demzufolge auch mangelnden hohlen Bäumen für den Stock sehr selten.

Die andere außerordentlich wichtige Gruppe der Hautflügler für den mitteleuropäischen Wald sind die *Ameisen.* Auch bei ihnen ist es der Bedarf vor allem an Futter für die Brut, der die Ameisen für die Wälder so bedeutsam macht. – Wie bei den Bienen muß das Futter in das Nest geschafft werden, sodaß es wiederum zu flächendeckender Bearbeitung des Umfeldes kommt. Nach Bauer und Zimmermann (1963) hat ein Ameisenvolk der *Waldameise (Formica rufa L.)* 500000–800000 Tiere mit ca. 60 Königinnen, die bis zu 15 Jahre alt werden können. Der Aktionsradius der Ameisen um ihr Nest beträgt 40–50 m, in Ausnahmefällen bis zu 100 m. Auf diesem Gebiet sammelt ein Volk jährlich 250 kg–500 kg Honigtau von Blattläusen ein, die sie selber hegen und bewachen, schließlich jedoch auch auffressen. Außer dem Blattlaussaft lieben Ameisen besonders süße Früchte. Ihre Hauptnahrung besteht jedoch aus tierischer Kost: Käfern, Schnecken, Würmern, Tausendfüßlern, Raupen, Puppen, Engerlingen, Eiern usw.

Ein großes Ameisenvolk erlegt in dem relativ engen Bereich des Aktionsradius um das Nest Millionen von Beutetieren im Laufe eines Jahres. Da beobachtet wurde, daß nach Vernichtung des Waldes durch z. B. Nonnenbefall nur dort grüne Inseln erhalten blieben, wo Ameisennester bestanden, wurde die Waldameise schon 1936 unter Naturschutz gestellt. Eine hohe Dichte an Ameisennestern kann somit entscheidend sein für die Gesundheit eines Waldes.

Insgesamt gesehen stellt also die Gruppe der Hymenopteren aufgrund ihrer direkten Koevolution mit den Pflanzen (Bienen, Hummeln = Blütenbestäuber), sowie ihrer Funktion als Gesundheitspolizei (Ameisen) und ihres hohen Regulativs vor allem in bezug auf Schadinsekten (z. B. Schlupfwespen bzw. Ameisen) eine der wichtigsten Tiergruppen im Wald überhaupt dar.

Zweiflügler (Dipteren)

Die holometabolen zweiflügligen Dipteren gehören zu einer der artenreichsten und innerhalb ihrer Größenordnung auch individuenreichsten Insektengruppen überhaupt. Sie sind weltweit mit über 85000 Arten verbreitet und in Mitteleuropa mit über 6000 Arten vertreten, von denen allein im Wald 1080 Arten vorkommen, davon eng an den Buchenwald angepaßt ca. 340. Zu den Dipteren gehören die Unterordnungen der *Mücken (Nematocera)* und der *Fliegen (Brachycera).* Mücken können in Wäldern in riesigen Schwärmen auftreten. Sie sind oftmals von besonders zartem Körperbau und stark wind- wie auch trockenheitsempfindlich. Mücken und Fliegen besiedeln praktisch alle Lebensräume der Erde und nutzen ein breites Nahrungsspektrum – lebende und tote Pflanzen, Moder, Holz, Dung, Aas, lebende Tiere, Blut usw. In einzelnen Familien kann schon bei den verschiedenen Gattungen und Arten eine völlig unterschiedliche Ernährungsweise vorliegen. Meistens unterscheiden sich zudem Larven und fertige Insekten einer Art in ihrer Ernährungsweise.

Durch ihr allgegenwärtiges Vorkommen in großer Zahl fallen den Dipteren wichtige Funktionen im ökologischen Gesamtgefüge zu: Manche Arten sind die einzigen *Blütenbestäuber* an solchen Standorten, zu denen die sich mehr optisch orientierenden Bienen nicht hinkommen wie z. B. im tiefen, schattigen Wald. Insbesondere Fliegen zeichnen sich durch ein außerordentliches Geruchsvermögen aus, und finden von weither ihre Nahrung oder die Objekte für ihre Eiablage – Fleisch, Aas, Dung oder bestimmte Tiere in und an denen sie ihre Eier ablegen. Als *Innenparasiten* vernichten sie Tiere aller Art wie z. B. Schmetterlingsraupen durch Raupenfliegen (Tachinidae). Die Aas- und Dungfresser beseitigen Abfallstoffe aus der Natur.

Bodenbewohnende Dipteren-Larven machen einen wesentlichen Anteil der *Bodenfauna* aus. Nach Brauns (1968) sowie Eisenbeis und Wichard (1985) ist zwar die Systematik, Biologie und Ökologie der bodenbewohnenden Dipteren noch nicht im einzelnen geklärt, jedoch ist ihre Fraßtätigkeit im Boden für den Abbau des Pflanzenmaterials allein aufgrund der großen Masse der Populationen sicher sehr bedeutend.

Wie vor allem Brauns (1968) nachwies, wird der Waldboden flächendeckend bis in jede einzelne Nische von Fliegen- und Mückenlarven der verschiedensten Gattungen ausgenutzt. Ein Beispiel von der Fülle vermittelt Abb. 1.4.3, in welcher die Vorzugshabitate bodenbewohnender Dipterenlarven allein im Bereich eines einzigen 6–8jährigen Baumstumpfs einer Buche dargestellt ist.

Ein anderer wesentlicher Gesichtspunkt ist die Bedeutung der Dipteren für die Bodenfauna: Die Nahrung der Bodenfauna, vor allem wenn es sich um Sekundärnahrung (Exkremente, abgestorbenes Material) handelt, enthält auch darin lebende Pilze und Bakterien, die eigentlichen Destruenten innerhalb der Bodenfauna. In Form von Futter für andere Bodenorganismen geht das lebende Material dieser Organismengruppen wieder in die Nahrungskette der Tiere ein. Die Rückstände ihrer Stoffwechselaktivitäten jedoch, die mineralisierten bzw. in einfache organische Moleküle zerlegten tierischen und pflanzlichen Reste, stehen wieder für den Stoffwechsel der Pflanzen zur Verfügung. Gerade am Beispiel der Dipteren kann man nun verfolgen, welch großer Anteil im Boden bzw. vom Boden lebender tierischer Organismen infolge der Holometabolie vieler Insektenordnungen vom unterirdischen in den oberirdischen Bereich überwechselt und hier ganz erheblichen Anteil an der potentiellen Nahrung für andere Tierarten darstellt.

Im einzelnen leben in den heimischen Wäldern als Vertreter der Mücken die großen *Schnaken (Tipulidae)*, die vor allem im Spätsommer in Scharen auftreten. Sie stechen nicht, sondern ernähren sich von Blütensäften. Ihre großen, grauen walzenförmigen Larven leben im Boden je nach Art in Laub- oder Nadelholzbeständen und ernähren sich im allgemeinen dort von der Streu. Jedoch sitzen sie auch gern im obersten Wurzelbereich von krautigen Pflan-

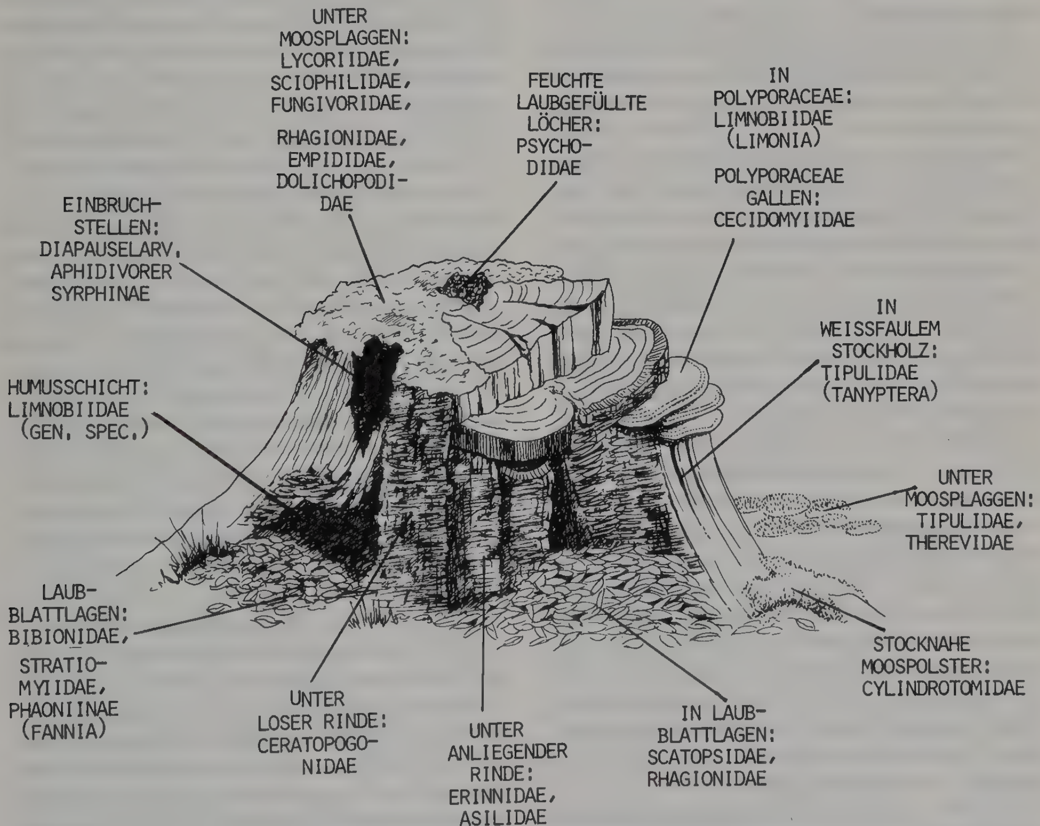


Abb. 1.4.3: Verteilung häufiger bodenbewohnender Dipterenlarven in und um einen 6–8jährigen Stumpf einer alten Buche (nach Brauns 1968 sowie Eisenbein und Wichard 1985, etwas geändert).

zen, z. B. *Bellis perennis,* in Wiesen unter entsprechenden Bäumen, wo sie junge Blattriebe im oberen Wurzelbereich abbeißen und die grünen Blätter in den Boden ziehen. Auch in jungen Gemüsesaaten kommt es häufig zu beträchtlichen Schäden durch Tipuliden-Larven. Insbesondere sieht man z. B. in Parkanlagen Grünspechte in den Rasenflächen nach Tipuliden-Larven hacken.

Auch die Larven von *Haarmücken (Bibionidae)* leben ähnlich, sind jedoch bei weitem nicht so groß. Die erwachsenen Mücken erinnern an kleine schwarze Stubenfliegen *(Musca)* und können im Frühjahr in großen Mengen auftreten. Sie krabbeln dann mehr auf Pflanzen umher als daß sie fliegen und ernähren sich von Nektar und süßen Ausscheidungen von Blattläusen.

Bemerkenswert sind die sog. *Wintermücken (Trichoceridae),* kleine zarte Mücken, die nicht stechen und im Winter in Schwärmen in der Sonne tanzen, nachdem sie ebenfalls aus dem Boden ausgeschlüpft sind, wo sich die Larven von modernden pflanzlichen Substanzen ernährt haben. Wenn man im Winter diese Mükkenschwärme sieht, versteht man besser, daß einige unserer Singvogelarten, wie Meise und Kleiber auch im Winter genügend Nahrung finden können.

Verschiedene Arten von *Pilzmücken (Fungivoridae)* leben in schattigen, pilzreichen Wäldern. Die Entwicklung ihrer Larven findet innerhalb von Waldpilzen statt, während die fertigen Insekten z. T. selbst Blütensauger sind.

Zu den pflanzenfressenden Mücken muß man auch die verschiedenen *Gallmücken* wie z. B. die *Buchen-Gallmücke (Mikiola fasciculata)* rechnen, die z. T. wie die Gallwespen pflanzenartspezifisch verbreitet sind.

Für eine Reihe von Mückenarten aus der Familie der *Dungmücken (Scatopsidae)* bildet Dung das Substrat für die Ernährung der Larven. Unangenehme Vertreter der heimischen Fauna sind die *Gnitzen (Ceratopogonidae),* die Stechmücken *(Culicidae)* und die *Kriebelmükken (Melusinidae),* deren Weibchen darauf angewiesen sind, Säugetierblut zu saugen, um fertil zu werden. Beim Stich werden gleichzeitig Gifte mit eingespritzt, auf die Mensch und Tier allergisch reagieren können. Die Larven der Stech- und Kriebelmücken leben im Wasser, die der Gnitzen im feuchten Boden.

Die Unterordnung der *Fliegen* ist ökologisch noch vielfältiger differenziert als die der Mükken. Viele Fliegen und ihre Larven sind sehr spezialisiert auf bestimmte Nahrung. Vor allem durch die Fliegenlarven erhalten die Dipteren einen wichtigen Anteil an der gesamten Bodenfauna. Viele Arten leben nämlich im Boden von pflanzlichen Rückständen, andere Arten dagegen leben räuberisch oder auf Dung, Aas und faulendem Material, vor allem aber auch in und auf lebenden Tieren, in denen die Larven parasitieren. Es müssen oft besondere Vorkehrungen dafür getroffen werden, damit die Dipteren-Larven ihr Futter finden: So werden beispielsweise die Eier der *Wollschwebfliegen (Bombyliidae),* die in Bienenstöcken und Wespennestern schmarotzen, im Fluge vor das Einflugloch eines Bienenstocks geschleudert, die schlüpfenden Larven sind zunächst wurmförmig und kriechen selbständig in den Stock hinein, erst später nehmen sie die typische Madenform an. Zunächst fressen sie den Futterbrei der Bienenlarven, in einem späteren Entwicklungsstadium die Bienenbrut selbst.

Bei den friedfertigeren Hummeln kriechen die schmarotzenden zu den Syrphiden gehörenden *Hummelschwebfliegen (Volucella)* zur Eiablage selbst in das Hummelnest. Sie haben in Gestalt und Größe eine entfernte Ähnlichkeit mit Hummeln. Ihre Larven ernähren sich so wie die der Bienenschmarotzer; innerhalb von ca. 2 Wochen stirbt ein ganzes Hummelnest aus.

Zur umfangreichsten Fliegenfamilie, den *Schwebfliegen (Syrphiden)* mit über 4600 Arten gehören in Mitteleuropa ca. 300, unter denen die schönsten und auffälligsten, meist gelbschwarz gezeichneten Dipteren sind, die gleichzeitig auch zu den wendigsten Fliegern unter den Insekten überhaupt zählen, wie z. B. die *Sonnenschwebfliege (Heliophilus pendulus),* die blitzschnell auch seitlich und rückwärts fliegen kann. Manche Schwebfliegenarten, z. B. *Doldenschwebfliegen (Myiatropa),* sind Pollenfresser, die *Kegelschwebfliegen (Rhingia)* Nektarsauger. Diese sind als Insektenbestäuber besonders wichtig, da sie auch an schattigen, feuchten Orten tief im Wald, wo Bienen nicht hinkommen, viele Blüten bestäuben.

Im Unterschied zu den Bienen, die sich infolge des Farbsehvermögens gut mit den Augen orientieren, scheinen sich die Fliegen mehr vom Geruchssinn leiten zu lassen. Das fällt besonders bei *Schmeißfliegen (Calliphoridae)* und *Aasfliegen (Sarcophagidae)* auf, die in kürzester Frist von Fleisch, Aas, Stinkmorcheln oder faulenden Stoffen angelockt werden und darin ihre Eier ablegen. Bei Aasfliegen oder *Meridianfliegen*

(Muscidae), deren Larven in verwesendem Aas bzw. in Dung leben, sind bereits im Ei die fertigen Larven, die sofort nach der Eiablage schlüpfen. Viele Fliegen haben parasitische Larven wie z. B. die *Hornfliege (Lyciella)*, die Schnecken befallen. Die *Raupenfliege (Lucilia, Tachinidae)* befällt sogar Kröten, sie legt ihre Eier an deren Nasenöffnung ab, von wo aus die Larven in den Kopf kriechen und das Tier innerhalb einiger Wochen von innen auffressen. Andere wiederum, wie die *Dickkopffliegenlarve (Conopidae)* parasitieren in Wespen und Bienen. Die Eier werden im Flug auf die Insekten abgeworfen und die Larven bohren sich nach dem Schlüpfen in den Körper ein. Im ausgefressenen Wirt verpuppen sie sich dann noch. Viele Fliegenarten ernähren sich räuberisch und fressen andere Insekten, wie die *Raubfliege (Laphria ephippium)* oder die *Mordfliege (Neoitamus cyanum)* oder die *Tanzfliegen (Empistes bellato)*.

Schließlich sind auch noch, wie bei den Mükken, *blutsaugende* Fliegenarten, nämlich die Familie der Bremsen (Tabanidae) entwickelt, bei denen wiederum nur die Weibchen Säugerblut saugen, die Männchen dagegen Blütennektar. Die *Waldbremse (Hybomitra collini)*, die etwas kleinere *Regenbremse (Hybomitra pluviatilis)* und die *Blindbremse (Chrysops caecutiens L.)*, die allerdings nicht blind ist, fallen besonders an schwülen Tagen, durch Schweiß angelockt, in lautlosem Anflug auch über Menschen her. Ihr Speichelsekret verhindert die Blutgerinnung und kann allergische Reaktionen hervorrufen.

So ließe sich die Reihe der im Walde vorkommenden Dipteren noch weiter fortsetzen. Aufgrund ihrer massenhaften Verbreitung bei gleichzeitig hoher Spezialisierung sind die Dipteren besonders aktive Mitglieder innerhalb der Lebensgemeinschaft unserer Wälder. Andererseits stellen auch sie eine beachtliche Futterkomponente für andere Tiere, etwa Vögel, Frösche, Spinnen und andere Insektenfresser dar.

Blattläuse (Aphidina)

Von den vielen anderen Arthropoden des Waldes soll hier noch auf die Blattläuse (Aphidina) näher eingegangen werden. Diese Gruppe ist zwar nicht sehr artenreich, dafür aber umso individuenreicher. Blattläuse gehören zu den Pflanzensaugern (Homoptera). Sie haben eine komplizierte Fortpflanzung: Neben geschlechtlicher findet auch ungeschlechtliche parthenogenetische Vermehrung statt. Aus befruchteten Wintereiern schlüpfen im Frühjahr ungeflügelte Weibchen, die sich nachfolgend ohne Befruchtung vermehren und nur Weibchen hervorbringen. Ein Teil von diesen besitzt Flügel, mit deren Hilfe sie auf andere Pflanzen fliegen; ein Teil ist ungeflügelt und bleibt somit auf ein und derselben Pflanze, auf der es zu immer dichteren Läuseansammlungen kommt. Im Herbst treten dann auch geflügelte Männchen auf, und es werden wieder befruchtete Wintereier gelegt.

Die Blattläuse können von Ameisen sogar besonders gehegt werden; einige Ameisenarten nehmen die Wintereier mit in ihr Nest und tragen im Frühjahr die jungen Läuse aktiv auf die Futterpflanzen, hegen und verteidigen sie, um den Honigtau, die süßen Ausscheidungen der Blattläuse, zu fressen. Die altersschwachen Läuse werden von den Ameisen ebenfalls aufgefressen.

Die Blattläuse saugen Pflanzensäfte, die zwar reich an Zucker und Stärke sind, jedoch wenig Eiweiß enthalten, welches von den Blattläusen zur Ernährung gebraucht wird. Deshalb sind die Ausscheidungen so reich an Kohlehydraten. In pflanzlichen Monokulturen können vor allem wurzelsaugende Blattläuse, wie die aus Amerika eingeschleppte *Reblaus (Dactylosphaera)* große Schäden anrichten. In einer ausgewogenen Lebensgemeinschaft dagegen stehen den Blattläusen viele Feinde gegenüber, die sie vertilgen, wie vor allem Marienkäferlarven (Coccinelliden), deren Entwicklung und Fortpflanzung eng mit der Blattlausnahrung ganz spezieller Arten zusammenhängt. Aber auch Vögel, Spinnen, Weberknechte, Käfer, Fliegen sowie letztlich auch die Ameisen fressen Blattläuse. Deren Vermehrungsrate ist so hoch, daß nach Bertsch (1947) die Nachkommenschaft einer einzigen Blattlaus in einem Sommer eine Zahl mit 30 (!) Nullen erreichen könnte.

Dank der Feinde der Blattläuse ist der Schaden, den Blattläuse durch das Saftsaugen an sich anrichten, bis auf Ausnahmen normalerweise gering. Bedeutsam ist jedoch, daß durch die Blattläuse auch Viren von Pflanze zu Pflanze übertragen werden, wie das Beispiel der durch die *Pfirsichblattlaus (Pterochloroides)* verbreiteten Kräuselkrankheit zeigt. Im Zusammenhang mit dem heutigen, in Mitteleuropa beobachteten Waldsterben, sollten gerade eventuell mögliche Zusammenhänge zwischen der Verbreitung von Blattläusen und viruserkrankten Bäumen nachgeprüft werden. Die einzelnen Blattlausarten aus den verschiedensten Familien ha-

ben sich alle auf eine oder nur ganz wenige Futterpflanzenarten spezialisiert. Auf einzelnen Baumarten können jedoch eine Reihe typischer Läusearten aus unterschiedlichen Familien vorkommen, die ihrerseits aber durch besondere Einnischung im zeitlichen oder räumlichen Auftreten voneinander getrennt sind. An den Laubgehölzen kommen freilebende Läuse aus den Familien der *Baumläuse (Lachnidae)* wie z. B. die *Buchenblattlaus (Schizodryobius pallipes)*, *Borstenläuse (Chaetophoridae)*, *Röhrenläuse (Aphididae)* und *Zierläuse (Drepanosiphonidae)* vor. Gallenbildende Blattläuse aus der Familie der *Blasenläuse (Eriosomatidae)*, wie z. B. die *Rüsterblasenlaus (Byrosocrypta ulmi)* trifft man vornehmlich auf der Ulme an. Auf Eichen und Weiden, aber auch an Obstbäumen sind Vertreter der *Zwergläuse (Phylloxeridae)* häufig, zu denen die eingeschleppte wurzelsaugende Reblaus gehört. Im übrigen können in allen Familien Vertreter sowohl der Blatt- wie auch der wurzelsaugenden Arten vorkommen. Ameisen, die z. B. mit wurzelsaugenden oder mit in Bodennähe rindensaugenden Blattläusen vergesellschaftet sind, beziehen diese mit in ihren Nestbau ein z. B. durch Überbauen der Blattlauskolonie mit Erdwällen oder Dächern (Rindenlaus *Stomaphis*) die an Löwenzahnstengeln vorkommt; REMANE, 1960).

In jedem Fall spielen die Blattläuse vor allem aufgrund ihrer ungeheueren Vermehrungsquoten eine ganz besondere und wichtige Rolle im Wald, die in ihrem Ausmaß immer noch nicht ganz überblickt wird.

Bodentiere (Edaphon) und periodische Bodenbewohner

Zum eigentlichen Edaphon gehören diejenigen Tiere mit ständigem Aufenthalt im Boden; andererseits muß bei der Gesamtbetrachtung eines Ökosystems auch die Wirksamkeit der 2-phasigen Tierarten (Leben im Boden sowie oberirdisch) stets mitberücksichtigt werden. Verglichen mit Böden anderer Klimazonen weist der Boden der mitteleuropäischen Laubwaldzone eine besonders hohe Aktivität der Bodenfauna auf. In nördlichen Breiten gerät der Boden nämlich zunehmend unter Frosteinwirkung, wodurch die Lebensmöglichkeiten für Bodentiere reduziert werden. In südlicheren Breiten dagegen gestatten die winterlichen Temperaturen vielen Tierarten einen oberirdischen Verbleib, andererseits zwingen sommerliche Trockenperioden manche Art zur Einstellung der oberirdischen Aktivität. So sind die Lebensbedingungen der mitteleuropäischen Bodenfauna klimabedingt grundsätzlich anders als die der benachbarten Klimazonen. Im Herbst wird der Boden durch diejenigen Tiere angereichert, die sich vor der winterlichen Kälte zurückziehen, und sich bis zum nächsten Frühjahr hier aufhalten, oder hier überhaupt den ersten Teil ihres 1-jährigen Entwicklungszyklus durchmachen. Im Frühjahr kommt – mit Ausnahme der Vögel und einiger Säuger sowie auch z. B. der im Winter als Imagines vorkommenden Wintermücken *(Trichocera hiemalis)* – im Grunde der weitaus überwiegende Teil der oberirdischen Fauna aus dem Boden heraus.

In mediterranen immergrünen Hartlaub- oder Pinienwäldern sowie in den borealen Nadelwäldern fällt das Fallaub nach und nach. In den gemäßigten Laubwäldern dagegen fällt es innerhalb kurzer Zeit im Herbst zu Boden und muß dann innerhalb eines Jahres von der Bodenfauna verarbeitet sein, um den Nährstoffkreislauf im Ökosystem sicherzustellen. Im Herbst und Winter geht im wesentlichen eine mechanische Zersetzung vor sich – zunächst Trocknen und Zerbrechen, dann Durchfeuchten und Pressen. Erst danach, im sich erwärmenden Frühjahr erfolgt der Hauptteil der primären Bodenzersetzung durch Tierfraß und Mikroorganismen. In dieser Zeit ist die Zahl der bodenlebenden Tiere noch um den Anteil der periodischen Bewohner verstärkt. Während nun letztere im Verlaufe des Frühjahrs und Sommers den Boden verlassen, um oberirdische Habitate aufzusuchen, steigen in Mitteleuropa sowohl die Temperaturen wie auch die Feuchtigkeit. Dadurch werden die Bedingungen für die Aktivität von Bodenmikroben bedeutend verbessert, so daß der Abbau des vorjährigen Fallaubes und des im Frühjahr in der Krautschicht angefallenen Phytomaterials soweit fortschreitet, daß die Waldbodenoberfläche im Herbst vom vorjährigen, nicht zersetzten Laub wieder frei ist.

Systematisch gesehen gehören die Bodentiere zu verschiedenen Tiergruppen, die z. T. schon behandelt wurden. Üblicherweise wird die Bodenfauna nach ihrer Größe in 4 verschiedene Größenklassen eingestuft: Mikrofauna (0,002–0,2 mm), Mesofauna (0,2–2,0 mm), Makrofauna (2,0–20 mm) und Megafauna (20–200 mm und mehr). Die wichtigsten Gruppen der Bodenfauna sowie ihr Größenbereich sind in Abb. 1.4.4 dargestellt.

Aufgrund von Zahlenwerten von DUNGER

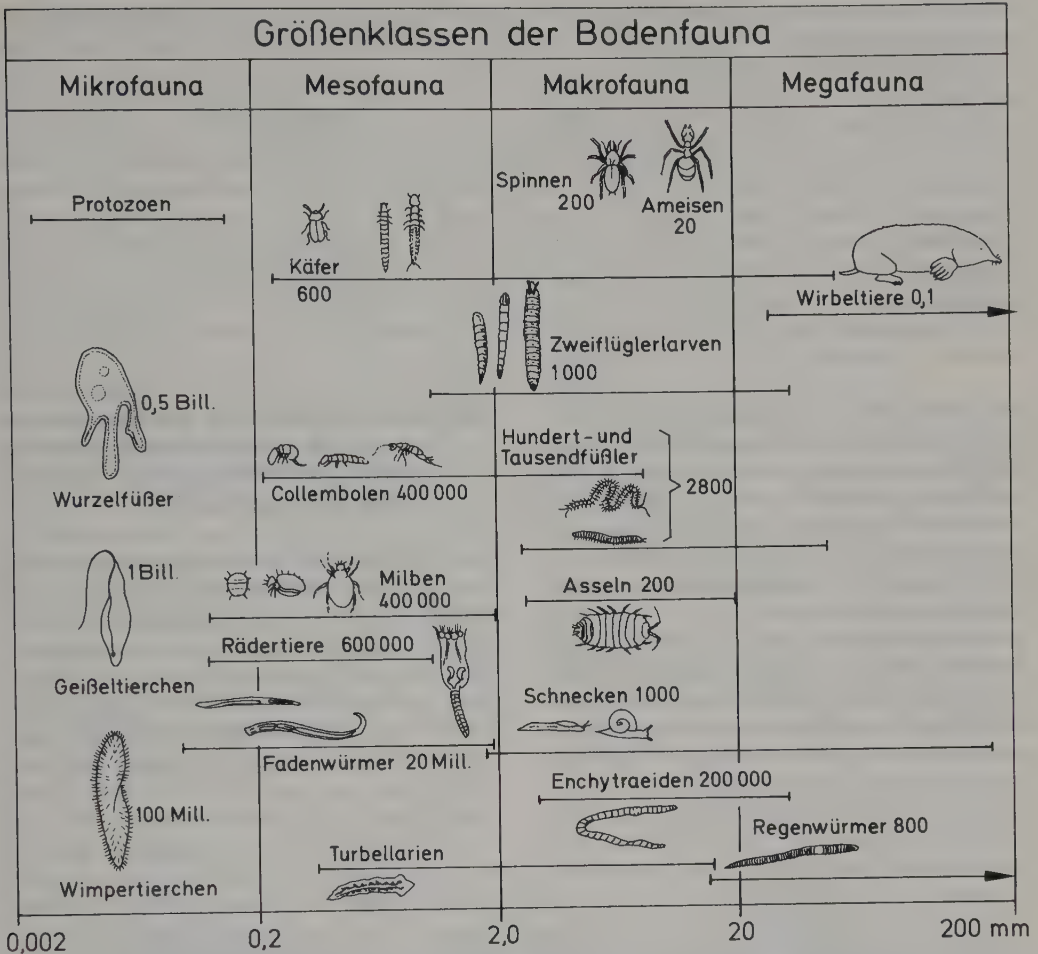


Abb. 1.4.4: Größenklassen der Bodenfauna am Beispiel der wichtigsten Typen (nach BRAUNS 1968, verändert). Am unteren Rand der Zeichnung ist der Größenmaßstab in mm angegeben, der Strich unter den einzelnen Tiergruppennamen zeigt den Größenbereich der Vertreter dieser Tiergruppe in Bezug auf die unten angegebenen Werte an. Die Zahlen bei den einzelnen Tiergruppen geben die Durchschnittswerte für die Anzahl an Individuen an für einen Block von 1 m^2 Oberfläche und 30 cm Tiefe.

(1964, nach BRAUNS 1968) für die Gewichte der wichtigsten Gruppen der Bodenfauna läßt sich der Gewichtsanteil der jeweiligen Größenklasse an der Bodenfauna berechnen. Es zeigt sich, daß die Maximalwerte in g pro l in jeder Klasse um das Zehnfache höher liegen als die Durchschnittswerte, daß sich andererseits die einzelnen Klassen gewichtsmäßig sehr voneinander unterscheiden, wie Tab. 1.12 zeigt.

Den Stellenwert der einzelnen bodenbewohnenden Tiergruppen im Gesamtsystem kann man vor allem an ihrer Größe und Populationsdichte sowie insbesondere anhand ihrer Nahrungsansprüche abschätzen.

Nach WEIDEMANN (1977) ist dabei die Tätigkeit der verschiedenen *Arthropoden* besonders wichtig; sie konsumieren als Blattfresser, Saftsauger und Wurzelfresser zusammen nur 1,7% der Nettoprimärproduktion eines Laubwaldes, jedoch vom jährlichen Bestandesabfall konsumieren die saprovoren Arten sogar 14–23%. 77–86% der jährlich anfallenden Steu wird allerdings von Pilzen und Bakterien zersetzt. Alle diese Lebewesen bilden nun wiederum die Ernährungsbasis für andere bodenbewohnende Arten, darunter viele räuberische Arten aus den Reihen der Arthropoden: Spinnen, Weberknechte, Carabiden, Staphyliniden, Chilopo-

Tab. 1.12: Durchschnittlicher Gewichtsanteil und Optimalgewichte in g je l Boden der einzelnen Größenklassen der Bodenfauna an der Gesamtmasse lebender tierischer Substanz im Boden, bezogen auf einen Bodenblock von 30 cm Tiefe (Werte nach BRAUNS 1968 umgerechnet).

Größenklasse	Gewicht in g je 1 l Boden		Prozentualer Anteil	
	im Durchschnitt	Optimum	Durchschnitt	Optimum
Mikrofauna	3,3	33,3	15	15
Mesofauna	0,87	13,4	4	6
Makrofauna	3,88	38,2	18	18
Megafauna	13,4	136,6	62	64,6
Bodenfauna total	21,4 g	211,5 g	100 %	100 %

den, Gamasiden, Pseudoskorpionen usw. (TISCHLER 1984). Am Beispiel der *Rüsselkäfer Phyllobius argentatus* und *Polydrosus undatus* wies WEIDEMANN (1978) in einem Buchenwald auf saurem Boden nach, daß vom Schlüpfen aus der Puppe auf dem Weg aus dem Boden in die Baumkronen 70% der Individuen von solchen Räubern gefressen werden.

In einem naturnahen Wald mit gesundem Bodenleben erfolgt die Regulation innerhalb der Bodentiere in einem solchen Ausmaß, daß größere Schäden am Gesamtsystem durch die einzelnen Arten vermieden werden.

1.4.5 Zusammenfassung der tierökologischen Aspekte hinsichtlich ihrer Ernährung im Ökosystem des mitteleuropäischen Laubwaldes

Die vorstehenden Ausführungen haben dargelegt, daß innerhalb eines Ökosystems Lebewesen verschiedenster, verwandtschaftlich oft weit entfernter Gruppen aufgrund der charakteristischen Gegebenheiten des Lebensraums miteinander zu einer höheren Einheit verbunden sind. Bei einer Gesamtschau der Beziehungen findet man nicht einfach lineare Nahrungsketten, son-

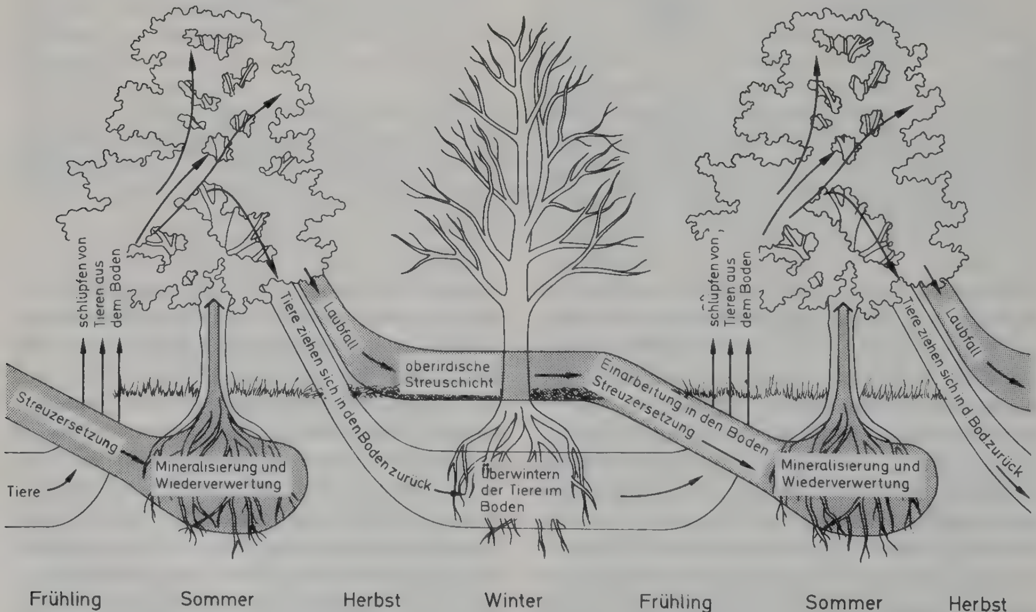


Abb. 1.4.5: Der Wechsel zwischen unterirdischer und oberirdischer Phase vieler Tierarten und im Vergleich dazu die Hauptumwandlungsphasen des pflanzlichen Materials in ihrem jahreszeitlichen Ablauf.

dern ganze Netze von Verflechtungen, die sich jedoch durch den klimabedingten Jahresrhythmus der Naturabläufe in Mitteleuropa immer wieder bündeln lassen.

Solange das Ökosystem besteht, wird die Energie des Sonnenlichts über die grünen Pflanzen in das lebende System eingespeist und über Phytophagen aller Art an andere Tiere weitergegeben. In unzähligen Einzelinteraktionen wird davon die ganze Vielfalt tierischen Lebens unterhalten.

Zusammenfassend zeigt die Abbildung 1.4.5 schematisch den Weg des Stoffkreislaufes und Energieflusses durch ein Ökosystem wie den mitteleuropäischen Wald. Dabei wird deutlich, wie im jahreszeitlichen Rhythmus Phasen oberirdischer Lebensweise mit Bodenphasen abwechseln. Im Vergleich zum tierischen Phasenwechsel erfolgen die Phasen des pflanzlichen Materialumbaus in einer anderen zeitlichen Abfolge. Gerade dadurch ist die Entfaltung des so mannigfachen Tierlebens im Ökosystem des mitteleuropäischen Laubwaldes ermöglicht.

1.5 Die Destruenten

Der oberirdische Teil und der unterirdische Teil eines Ökosystems wird durch den Stoffkreislauf und Energiefluß zu einer Einheit zusammengeschlossen. Im oberirdischen Teil überwiegen die produktiven Lebensvorgänge, im unterirdischen die abbauenden bis zur völligen Mineralisation der Primärproduktion. Die Besiedlungsdichte durch lebende Organismen ist im Boden nicht geringer, häufig sogar dichter als in der bodennahen Luftschicht, nur entzieht sie sich der direkten Beobachtung. Es ist zu bedauern, daß die Bodenkunde sich fast ausschließlich mit dem toten Skelett der Böden und den sich in diesen vollziehenden chemisch-physikalischen Vorgängen beschäftigt (eine Ausnahme bildet KUBIENA 1948). Auch unter den Biologen erforschen nur wenige Spezialisten die Lebewelt im Boden.

Ein besonders wichtiger Teil der Biomasse im Boden sind die Wurzelsysteme der Produzenten, die auf die Zufuhr von organischen Baustoffen aus den oberirdischen Teilen angewiesen sind.

Von Bakterien- und Pilzfressern sowie den wenigen rhizophagen Organismen (Nematoden, Larven von Insekten) abgesehen, fehlen phytophage Organismen im Boden. Den Ausgangspunkt für die verschiedenen Nahrungsketten bilden die toten Teile oder Ausscheidungen der oberirdischen Lebewesen, die sich an der Bodenoberfläche als Streuschicht ansammeln und von den Destruenten, d. h. heterotrophen niederen Pflanzen, den Pilzen und Bakterien, direkt mineralisiert werden oder, meist zunächst mit den Saprophagen beginnend, stufenweise einem teilweisen Abbau unterliegen, bevor die Mineralisation erfolgt. An diesem Vorabbau ist vor allem die Bodenfauna beteiligt, wobei sich ein ebenso kompliziertes Nahrungskettennetz ergibt, wie es bei den oberirdischen Konsumenten beschrieben wurde.

Wenn dieses im Rahmen der Destruenten mit behandelt wird, so geschieht es, weil der Boden eine von der bodennahen Luftschicht völlig anders geartete Umwelt darstellt, an die sich die Organismen anpassen müssen.

Das Klima im Boden ist viel ausgeglichener: Im Bereich des Zonobioms VI dringt die Winterkälte nur wenig in den Boden ein. In einer bestimmten Tiefe ist die Temperatur das ganze Jahr konstant und entspricht etwa der mittleren Jahrestemperatur, wie sie von den Meteorologen angegeben wird. Auch die Tagesschwankungen der Temperatur klingen mit zunehmender Bodentiefe rasch ab, wobei das Tagesmaximum immer später auftritt. Auch die Feuchtigkeit ist schon unter der Streuschicht immer sehr hoch (meist 100%). Der Boden besteht aus einer festen mit Poren durchsetzten Phase und den in den Poren einen wechselnden Anteil einnehmenden Wasser- und Luftphasen. Das bedingt auch eine stark wechselnde Zusammensetzung der Bodenluft. Durch die Atmungs- und Gärungsvorgänge in Böden wird ständig O_2 verbraucht und CO_2 ausgeschieden. Ein teilweiser Ausgleich kann bei hohem Luftgehalt der Poren durch Diffusion von O_2 in den Boden und CO_2 aus dem Boden in die Atmosphäre erfolgen; im allgemeinen ist jedoch der *O_2-Gehalt der Bodenluft geringer* und der *CO_2-Gehalt bedeutend höher* als in der Atmosphäre. Lokal oder bei nassen Böden allgemein herrschen im Boden *anaërobe Verhältnisse*, was sich entsprechend auf die Lebewelt auswirkt.

Eine besondere Bedeutung kommt im Boden dem *Humus* zu, d. h. den komplizierten organischen kolloidalen Zwischenprodukten, die sich beim stufenweisen Abbau vor allem der Lignine des toten Holzes oder den Kotteilchen der Tiere bilden und nur langsam mineralisiert werden. Sie reichern sich als Humushorizont der Laub-

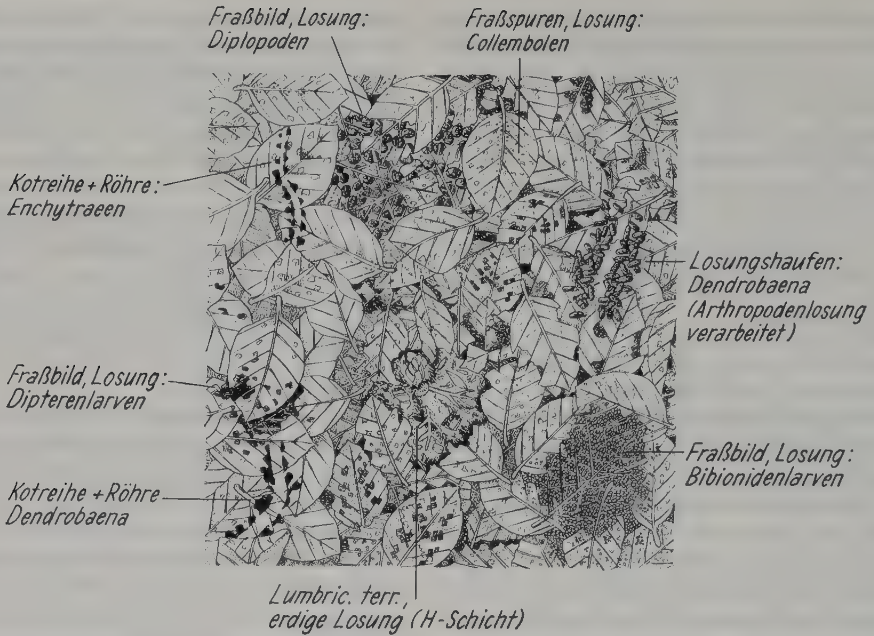


Abb. 1.5.1: Mosaik der Tiergruppen in der Streuschicht eines günstigen Waldbodens: Im F-Horizont (rechts, die darüberliegenden Blätter abgehoben), im Grenzbereich zwischen oberen Laubblättern und F-Schicht (links). Aus BRAUNS 1968, nach ZACHARIAE verändert.

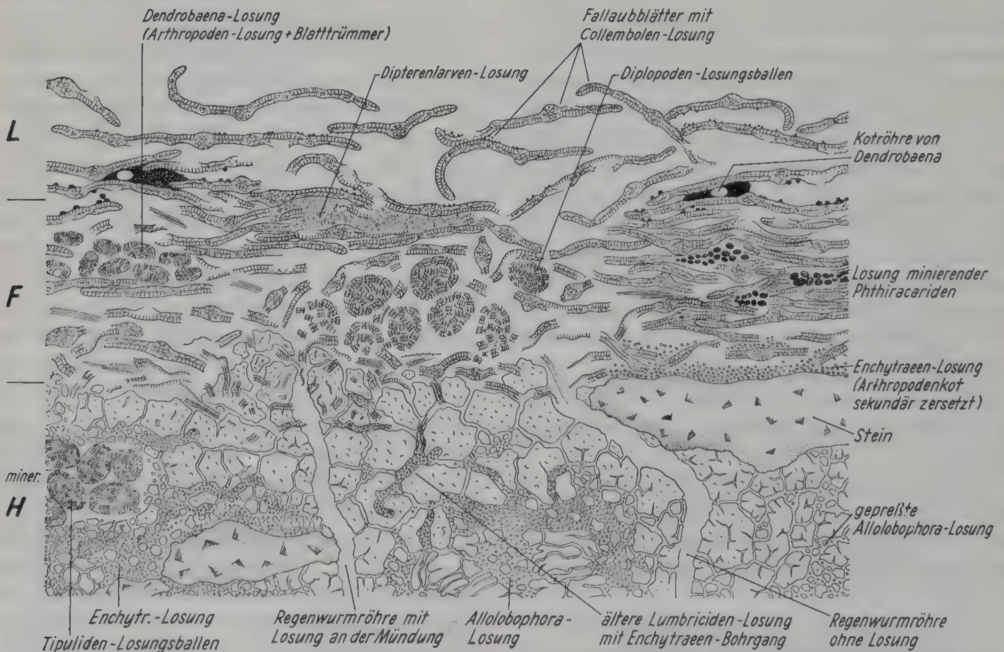


Abb. 1.5.2: Dünnschliff durch die Streuschicht eines günstigen Laubwaldbodens mit Losungen der verschiedenen Tiergruppen (aus BRAUNS 1968, nach ZACHARIAE etwas verändert). L, F, H: Bodenhorizonte.

waldböden unter der Streuschicht an. Je nach dem Säuregrad des Bodens und seiner Ca-Sättigung entsteht dabei ein mit Kalk abgesättigter *milder Mull-Humus* mit ± neutraler Reaktion, der keine erkennbaren Pflanzenreste aufweist, oder ein leicht *saurer Moder-Humus,* der noch gewisse Pflanzenreste enthält, bzw. ein *stark saurer, nicht abgesättigter Rohhumus* mit deutlich erkennbaren von Pilzhyphen umsponnenen Pflanzenteilen (vgl. Podzolböden). Die milden Humuskolloide bilden mit Tonkolloiden oft *Ton-Humuskomplexe,* die eine für die physikalischen Bodeneigenschaften (Durchlüftung, Wassergehalt) und chemischen (adsorbierte Nährstoffionen) günstige *Krümelstruktur* des Bodens bewirken, die ein reiches Bodenleben ermöglicht. Mit zunehmendem Säuregrad werden diese Bodeneigenschaften ungünstiger.

Die *Streuschicht,* auch als *Förna (F)* bezeichnet, ist in Laubwäldern besonders stark ausgebildet. Sie ist eine Übergangszone zwischen der bodennahen Luftschicht und dem eigentlichen Boden und wird sowohl von der oberirdischen als auch unterirdischen Kleinfauna besiedelt. In ihr setzen die Abbauvorgänge durch die Bodenfauna und die Mikroorganismen mit großer Intensität ein (Abb. 1.5.1 und 1.5.2). Die verschiedenen Abbauphasen eines Buchenblattes und die Bildung von Mullhumus zeigt die Abb. 1.5.3.

Besondere Merkmale der Bodenfauna sind folgende:

1. Da das Licht im Boden fehlt, werden die Lichtsinnesorgane der Tiere reduziert und statt dessen Rezeptoren für mechanische oder chemische Reize ausgebildet.
2. Den engen Porensystemen im Boden entsprechend, überwiegen Kleintiere mit einer schmalen oder wurmförmigen Körpergestalt.
3. Ausgebildet werden Werkzeuge für eine Grab- oder Wühltätigkeit.
4. Da eine Flucht vor Räubern unmöglich ist, findet man oft Wehr- oder Giftdrüsen zur Abschreckung.
5. Eine physiologische Anpassung an vorübergehende Bodenaustrocknung ist bei Kleinstformen die *Anabiose,* d. h. die Fähigkeit starke Austrocknung im latenten Lebenszustand zu ertragen (poikilohydre Organismen) oder durch Schleimhüllen ein zu starkes Austrocknen zu verhindern (Schnecken).
6. Eine weitere physiologische Anpassung ist die Resistenz gegen hohen CO_2-Gehalt der Bodenluft und zu niedrige O_2-Werte, also an anaërobe Verhältnisse.

Die Hauptbedeutung der Bodenfauna besteht in der Zerkleinerung der Streu und Zertrümmerung der Zellwände, was die Mineralisierung stark beschleunigt, ebenso wie der teilweise Abbau zu Kotteilchen, in denen organische und mineralische Bestandteile durchmischt sind, bei gleichzeitig starker Anreicherung von Bakterien, wodurch die Humusbildung gefördert wird. Deswegen ist die Behandlung der Bodenfauna im Rahmen der Destruenten notwendig. Einige quantitative Angaben über die Bodenfauna von Waldböden findet man bei WALTER 1986. Auf die Bedeutung der einzelnen Grup-

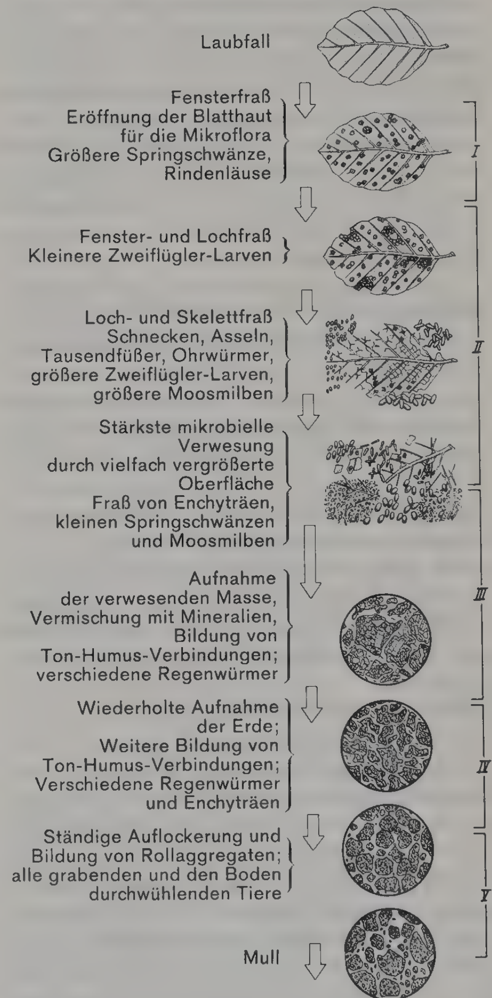


Abb. 1.5.3: Abbau der Buchenstreu und Mullbildung mit fünf im Waldboden aufeinanderfolgenden Zersetzungsphasen (aus SCHALLER 1962, nach ZACHARIAE).

pen im Rahmen der Nahrungsketten soll kurz hingewiesen werden (Schaller 1962, Brauns 1968, Eisenbeis und Wichard 1985). Angegeben wird jeweils die Hauptnahrung:

Protozoa (Urtiere)
Diese sind im Bodenwasser aktiv. 1) Zooflagellata (Geißeltierchen): Bakterien, Detritus, gelöste organische Stoffe; 2) Rhizopoda (Amöben): Bakterien, Algen, Pilzhyphenteile; 3) Ciliata (Wimpertierchen): Bakterien, Amöben, Detritus.

Vermes (Würmer)
Turbellaria (Strudelwürmer): Protozoen.

Rotatoria (Rädertiere): Detritus.

Nematodes (Fadenwürmer): Sehr zahlreich, verschiedenartige Lebensweise: Saftsauger, Pilz-, Algen-, Bakterien- und Protozoenfresser, Saprophagen, Parasiten (an Wurzeln).

Enchytraeidae (Borstenwürmer): Ältere Streu, Losung von Dipterenlarven. Infolge großer Zahl vor allem dort von Bedeutung, wo Regenwürmer zurücktreten. Ihre Losung ist stabil und prägt die Feinerde.

Lumbricidae (Regenwürmer). Auf ihre große Bedeutung hat schon Darwin hingewiesen. Nahrung vielseitig: Blattstreu wird im Darm mit Kalkkonkrementen aus Kalkdrüsen vermischt, in der Losung, die bakterienreich ist, bilden sich Ton-Humuskomplexe, die Krümelstruktur der Mullhumusböden wird gefördert und die Bodenstruktur durch das Gangsystem verbessert. Die Wurmgänge erleichtern das Vordringen der Pflanzenwurzeln in größere Tiefen.

Die Regenwürmer erreichen ein Alter von 4–10 Jahren. In einem Jahr kann von Regenwürmern eine Schicht von 1 cm an Kotteilchen über die Bodenoberfläche abgelagert werden.

Arthropoda (Gliederfüßer)
Die wichtigsten Gruppen sind:

Tardigrada (Bärtierchen): Es sind Bryophagen in der Moosschicht. *Arachnida* (Spinnentiere): Fast alle sind Räuber, die *Acari* (Milben) auch Pflanzenfresser und Gallbildner. Die *Oribatei* (Hornmilben) fressen Pilzhyphen (machen deren Stickstoff ausnutzbar), aber auch Streu (z. B. täglich 20% ihres Körpergewichts an Buchenstreu) sowie Holz und beschleunigen dadurch die Humusbildung.

Isopoda (Asseln) fressen leicht zersetzbare Blattstreu, ihre Losung ist mit Bakterien angereichert.

Chilopoda (Tausendfüßer) sind Räuber.

Diplopoda (Doppelfüßer): Fressen bis zu 3–4% der jährlich anfallenden Blattstreu.

Insecta (Insekten)
1. *Apterygota* (Urinsekten)

Collembola (Springschwänze): Hauptnahrung sind in Zersetzung begriffene Pflanzenreste, aber sie schaben auch Pilzhyphen und Schleim mit Bakterien ab, nagen an Tierleichen oder Kot und Hutpilzen. In ihrem Darmtraktus werden organische und mineralische Teilchen vermischt, Nährstoffe angereichert und die Bodenfruchtbarkeit somit gefördert.

Diplura (Doppelschwänze) sind Räuber und fressen vor allem Collembolen.

Thysanura (Borstenschwänze) sind Erstzersetzer der Laubstreu und produzieren koprogenen Humus.

2. *Pterygota* (übrige Insekten)

Dermaptera (Ohrwürmer): Der Waldohrwurm ernährt sich in der Blattstreu von Pilzhyphen. Von den anderen sehr zahlreichen Insektengruppen gehören meist nur die Larvenstadien zur Bodenfauna, insbesondere von Coleopteren (Käfern). Wir beschränken uns auf wenige Beispiele.

Die Larven der Maikäfer *(Melolontha)*, also die Engerlinge, und die der Rüsselkäfer (Curculionides) sind Wurzelnager, die der Staphyliniden (Kurzflügler) sind Räuber. Die Larven der Carabidae (Laufkäfer) stellen den Regenwürmern nach. Unter den Sylphidae (Aaskäfer) findet man neben den «Totengräbern» in tieferen Humusschichten Arten an Wurzelpilzen absterbender Pflanzen. Die Larven der Cantharidae (Weichkäfer) töten durch Bißgifte Schnecken und fressen diese. Am Abbau der Streu sind auch die Larven vieler Dipteren (Zweiflügler) beteiligt. Die Flohlarven (Aphaniptera) leben im Boden von organischen Stoffen und Schimmelpilzen.

Gastropoda (Schnecken)
Verschiedene bodenbewohnende Schnecken fressen Fallaub. Vertreter der Nacktschnecken *(Arion)* überwintern in der Streuschicht, nehmen aber keine Nahrung auf.

Vertebrata (Wirbeltiere)
Von diesen sind viele zwar Bodenbewohner, aber nur wenige, wie der Maulwurf, ernähren sich von Bodenorganismen. Über die Bedeutung vieler Nagetiere hinsichtlich ihrer Grab-

und Wühltätigkeit im Boden vgl. Bd. 1, p. 66–68.

Die eigentlichen Destruenten im engeren Sinne sind die Bakterien und Pilze (KAS, 1966). Unter den letzteren nehmen eine Sonderstellung ein: 1) die in Symbiose mit höheren Pflanzen lebenden Mykorrhiza-Pilze und 2) unter den Bakterien die Knöllchenbakterien der Leguminosen und die symbiontischen Actinomyceten, die Luftstickstoff binden. Eine besondere Gruppe bilden auch die Mikroorganismen der *Rhizosphäre*, d. h. der unmittelbaren Umgebung der Wurzelspitzen, die durch Ausscheidungen der Wurzeln beeinflußt werden.

Die Mineralisierung ist ebenfalls ein komplizierter, in vielen Stufen verlaufender Vorgang, der oft von eng spezialisierten Bakterien durchgeführt wird, bis schließlich die Endprodukte Wasser, Kohlendioxid, Ammonium oder Nitrat, Phosphat und Sulfat vorliegen ebenso wie die anderen Nährstoffelemente meist in Kationen- oder Anionenform.

Die Hauptmasse der abzubauenden Substanz wird im Laubwald durch die jährlich anfallende Blattstreu gebildet.

Die Einwirkung der Bodenfauna auf diese Laubstreu wird schematisch auf Abb. 1.5.3 wiedergegeben. Aber parallel dazu setzt sofort auch die Tätigkeit der Destruenten ein. Namentlich die Pilze vermögen frühzeitig in die toten Blätter mit ihren Hyphen einzudringen, die Bakterien dagegen meist erst nach der Umwandlung der Streu in tierische Exkremente. Schwerer angreifbar sind die Lignine der toten Holzstreu. Sie bilden als aromatische organische Verbindungen durch Polymerisation die Grundlage zur Humusbildung.

Die vollständige Zersetzung der Laubstreu dauert bei Erle, Esche und Ulme ein Jahr, bei der Hainbuche und Traubenkirsche 1½ Jahre, bei Linde und Ahorn 2 Jahre, bei Eiche, Birke und Espe 2½ Jahre und bei der Buche sogar 3 Jahre.

Auf wenig zersetzten Pflanzenteilen findet man von Schimmelpilzen *Aspergillus-* und *Penicillium-*Arten, sowie Fungi imperfecti (*Gliocladium, Verticillium* u. a.), auf humifizierter organischer Substanz *Mucor-* und *Rhizopus-*Arten, auf Ligninstoffen langsamer wachsende Fungi imperfecti *(Alternaria, Acrothecium, Cladosporium, Trichothecium)*. Stickstoffreiche organische Abfälle werden zunächst von Actinomyceten und Fäulnisbakterien, dann von Schimmelpilzen befallen; bei schlechter Bodendurchlüftung nehmen anaërobe Bakterien zu, wie z. B. Zellulosezersetzer. Im einzelnen sind wir über die Bakteriozönosen nicht unterrichtet. Sie sind sicher sehr komplexer Art und verschiedenartig. Als allgemeine Regel läßt sich sagen, daß mit zunehmendem Säuregrad (niedrigerem pH-Wert) des Bodens die Bedeutung der Pilze zunimmt und die der Bakterien ganz in den Hintergrund tritt. Wie wir erwähnten, wird die Bakterien- und Pilzflora durch bakterien- oder pilzfressende Protozoen und Kleinstbodentiere reguliert.

Als Maß der Aktivität aller Lebewesen im Boden, sowie der Pflanzenwurzeln wird die «Bodenatmung» gemessen, d. h. die aus dem Boden in einer Zeiteinheit heraus diffundierende CO_2-Menge. Darüber wurde bereits genauer in Bd. 1, p. 166–171 berichtet. Die Bodenatmung dient zugleich als Maß für die im Laufe eines Jahres im Boden mineralisierte Menge an organischer Substanz, die annähernd der Primärproduktion des betreffenden Ökosystems entspricht.

1.6 Ökologische Untersuchungen und Ökosystemforschung

1.6.1 Anpassungen an eine kalte Jahreszeit (Abhärtung)

Der wesentlichste klimatische Unterschied im Bereich des Zonobioms VI gegenüber den Zonobiomen I–V ist das Auftreten einer einige Monate andauernden kalten Jahreszeit mit mittleren täglichen Minima unter 0° C (vgl. Klimadiagramme auf Abb. 1.1.7–12). Dadurch sind die Pflanzen einer zusätzlichen Gefährdung durch das Gefrieren und die Eisbildung in den Geweben ausgesetzt. Sie müssen also eine den Arten der ZB I–V fehlende Eigenschaft besitzen, die es ihnen ermöglicht, die kalte Jahreszeit ohne Schäden zu überdauern – es handelt sich dabei um den Vorgang der *Abhärtung*.

Zwar kommen Temperaturen unter 0° C auch bei den ZB II–V vor (bei ZB I nur in der alpinen Stufe), aber diese Fröste sind von kurzer Dauer und ein Gefrieren der Gewebe tritt selten ein, denn der Zellsaft ist eine Lösung, die nur bei einigen Grad unter 0° C gefriert, und die lebenden Gewebe überdauern kurze Fröste meist ohne Eisbildung durch Unterkühlung.

Unter natürlichen Bedingungen wachsen infolge einer jahrhunderte- oder jahrtausendelangen Auslese in jedem Zonobiom nur Arten, die jeweils vorkommende kalte Extremjahre ohne nachhaltige Schäden überdauern, denn größere, noch nicht letale Schäden genügen, um diese Arten durch den Wettbewerb mit besser angepaßten Arten auszumerzen. Deswegen beobachtet man solche Schäden höchstens in Grenzgebieten (vgl. Bd. 2, p. 122). Wenn sie häufiger auftreten, so ist das meist ein Zeichen für eine Änderung des Großklimas, die mit der Zeit zu einer Arealverschiebung führt.

Wenn man sich trotzdem mit den Kälteschäden der Pflanzen sehr eingehend befaßt, so sind diese vor allem durch den Menschen bedingt, der Exoten als Nutz- oder Zierpflanzen außerhalb ihres Verbreitungsgebietes kultiviert oder das Mikroklima in ungünstiger Weise verändert. Eine erschöpfende Darstellung solcher Kälteschäden und ihrer Ursachen ist im Handbuch der Pflanzenkrankheiten (begr. P. SORAUER), Bd. 1, Lief. 5, 7. Aufl. 1985 von W. LARCHER, S. 107–320, erschienen.

Wir wollen uns im Rahmen unserer ökologischen Betrachtungen der natürlichen Pflanzendecke nur mit dem *Problem der Abhärtung* beschäftigen, die den Produzenten des Zonobiom VI und in noch höherem Maße des Zonobioms VIII die Fähigkeit verleiht, ohne Schäden eine lange Frostperiode zu überdauern. Nicht alle Arten des Zonobioms VI sind in gleichem Maße den kalten Temperaturen im Winter ausgesetzt.

Schon RAUNKIAER (1910) hatte als Anpassung an die Winterkälte folgende Lebensformen nach der Lage der Überwinterungsorgane unterschieden: **Phanerophyten** (Bäume und Sträucher), deren Erneuerungsknospen an den Sprossen schutzlos den Wintertemperaturen ausgesetzt sind.

Chamaephyten (Zwergsträucher), deren Erneuerungsknospen nur bei einer dauernden Schneedecke von etwa 50 cm vor der direkten Einwirkung des Frostes einen gewissen Schutz genießen.

Hemikryptophyten (ausdauernde Kräuter), deren oberirdische Organe im Winter absterben und nur die Erneuerungsknospen direkt über oder unter der Bodenoberfläche den Winter überstehen, die also schon durch eine sehr geringe Schneedecke, z. T. schon durch die Laubstreu geschützt werden.

Kryptophyten (Geophyten), bei denen nur die unterirdischen Speicherorgane mit den Erneuerungsknospen den Winter im Erdboden überdauern, die also noch besser geschützt sind.

Therophyten (Annuelle), also einjährige Arten, die ihre Entwicklung in der günstigen Vegetationszeit abschließen und die ungünstige Zeit als Samen überdauern; letztere sind im trockenen Zustand durch tiefe Temperaturen nicht gefährdet.

Von diesen Lebensformen sind in den zonalen Laubwäldern des ZB VI vor allem Phanerophyten und Hemikryptophyten vertreten, die Chamaephyten sind typisch für das ZB VIII mit dauernder, mächtiger Schneedecke, die dem ZB VI meist noch fehlt. Die Kryptophyten sind im Laubwald durch die Frühlingsgeophyten (Ephemeroide) vertreten, während die Therophyten praktisch fehlen.

Am meisten betroffen durch die Winterfröste sind somit die Phanerophyten, aber die Fröste dringen auch unter die Schneedecke und in den Boden, wenn auch etwas abgemildert, ein.

Wir wollen uns deshalb vor allem mit der Abhärtung der Bäume befassen. Sie ist mit einem absoluten Ruhezustand verbunden, tritt erst im Spätherbst ein und muß nach dem Winter durch eine Enthärtung wieder aufgehoben werden, wobei die Holzpflanzen wieder zum aktiven Leben erwachen.

Eine Anpassung an den kalten Winter ist bereits der *obligate Laubabwurf*, der selbst dann eintritt, wenn man die Holz-Pflanzen im Winter im warmen Gewächshaus hält.

Eingeleitet wird er durch die verkürzte Tageslänge, die ein Vergilben der Blätter und die Ausbildung des Trennungsgewebes an der Basis des Blattstiels bewirkt. Die Blattnarbe wird durch eine Korkschicht abgeschlossen.

Den Grad der Abhärtung kann man messen, wenn man abgeschnittene Sproßteile in Gefrierräume mit abgestuften Temperaturen bringt, sie dort eine bestimmte Zeit (z. B. 2 Stunden) gefrieren läßt und nach dem Auftauen in Wasser stellt, um festzustellen, ob sie noch austreiben oder abgestorben sind.

Als Maß der *Frostresistenz* wird die Temperatur angegeben, bei der 50% der Proben eine letale Schädigung erfahren. Diese Werte *sind relative Werte,* da unter natürlichen Bedingungen das Gefrieren, dessen Dauer und das Auftauen im einzelnen sehr verschieden verlaufen, was jeweils den Grad der Schädigung beeinflußt. Auch die Ursachen des Frosttodes sind sehr unterschiedlich (mechanische Wirkung der

Eiskristalle; Veränderungen der Plasmamembranen bei niedrigen Temperaturen, der Permeabilität oder des kolloidalen Zustandes; Wasserentzug durch die Eisbildung u. a.; vgl. LARCHER 1985). Das im einzelnen zu klären ist Aufgabe der Physiologen.

Für uns von besonderer Bedeutung ist der Jahresgang der Frostresistenz. Sie ist während der Vegetationszeit, wenn die Pflanzen sich in aktivem Zustand befinden, sehr gering und wird erst im Herbst durch die *Abhärtung* erhöht.

Die kurzen Tage im Herbst, die eine Vergilbung der Blätter bewirken, versetzen die Bäume zugleich im Spätherbst in einen Ruhezustand (Einstellung des Wachstums) und damit in die *Abhärtungsbereitschaft*. Bei Dauerlicht wird das Wachstum selbst bei tiefen Temperaturen noch fortgesetzt. Soweit die krautigen Arten keine Winterruhe besitzen, fehlt bei ihnen auch die Phase der Abhärtungsbereitschaft. Der *Abhärtungsvorgang* selbst verläuft in mehreren Phasen:

1. **Die Vorabhärtung:** Diese erfolgt schon bei niedriger Temperatur, aber noch über 0 °C und nur bei Licht, wobei sich die Zuckerkonzentration des Zellsaftes sprunghaft um einige bar erhöht.

2. **Die eigentliche Abhärtung:** Sie tritt bei den ersten schwachen Frösten im Spätherbst von – 3 bis – 5 °C ein. Dabei machen sich kolloidchemische Veränderungen im Plasma und den Plasmamembranen bemerkbar (Permeabilität wird erhöht, Zentralvakuole zerfällt in kleine Vakuolen), wodurch die Zellen durch den Wasserentzug bei Eisbildung in den Interzellularen nicht geschädigt werden. Die Frostresistenz erreicht dann schon – 30 °C.

3. **Die Endabhärtung:** Durch starke Fröste wird die Frostresistenz ständig weiter erhöht, so daß die Pflanzen selbst durch die tiefsten im Verbreitungsgebiet der Arten auftretenden Fröste nicht geschädigt werden.

Man kann abgehärtete Pflanzenteile vieler Arten sogar in flüssigem Stickstoff (– 196 °C) eintauchen, wobei Verglasung (Vitrifikation) eintritt, also ein Durchfrieren, ohne daß Eiskristallbildung erfolgt. Nach stufenweisem Auftauen treten dabei keine Schäden ein.

Bei den einzelnen Arten sind die Grenzwerte der Frostresistenz verschieden, aber jeweils an die Wintertemperaturen, denen sie in der Natur ausgesetzt werden, angepaßt. Wurzeln werden nicht so stark abgehärtet, weil sie sich im Winter nicht im absoluten Ruhezustand befinden und im Boden weniger tiefen Temperaturen ausgesetzt sind.

Nach Ende Dezember kann durch eine Wärmeperiode mit Temperaturen über 0 °C eine vorübergehende *Enthärtung* eintreten. Erst im Frühjahr erfolgt die endgültige Enthärtung und die Frostresistenz nimmt rasch ab. Treten dann unerwartete Spätfröste auf, so werden die enthärteten und schon im Wachstum befindlichen Pflanzenteile oft besonders stark geschädigt.

Folgende Beispiele zeigen die Veränderung der Frosthärte bei einigen nemoralen Baumarten, wobei man das Vorhandensein von verschiedenen frostharten Ökotypen oder Ökoklinen berücksichtigen muß (Bd. 1, p. 197). Bei der gleichen Baumgattung ist die Frosthärte bei den Arten mit mehr kontinentaler Verbreitung am gleichen Wuchsort höher (Abb. 1.6.1–1.6.2): *Quercus robur* und *Acer platanoides* sind im kontinentalen Osteuropa verbreitet und sind zugleich frosthärter als die mitteleuropäischen Arten derselben Gattung. Abb. 1.6.3 zeigt, daß die nördlichere *Tilia cordata* frosthärter ist als *Tilia platyphyllos* mit mehr südlicher Verbreitung. Aus Abb. 1.6.4 ersehen wir, daß die Frost-

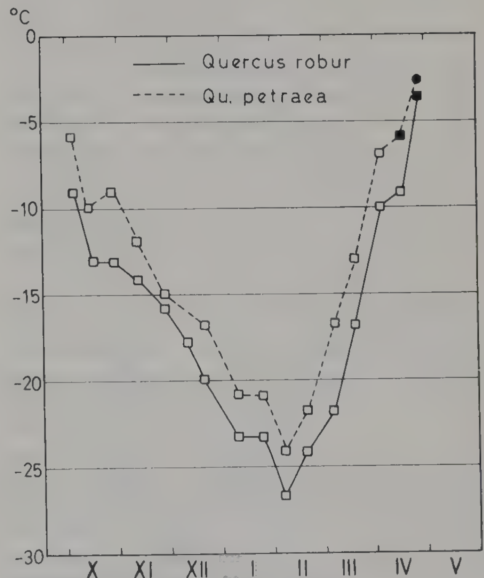


Abb. 1.6.1: Änderung der Frosthärte von Oktober bis zum Mai von Zweigen zweier Eichenarten. Als Frosthärte wird die Temperatur bezeichnet bei der die Pflanzenteile Schäden von 15–20% erleiden (nach TILL 1965). *Qu. petraea* fehlt in Osteuropa.
□ ruhende Knospen, ■ austreibende Knospen, ● junge Blätter.

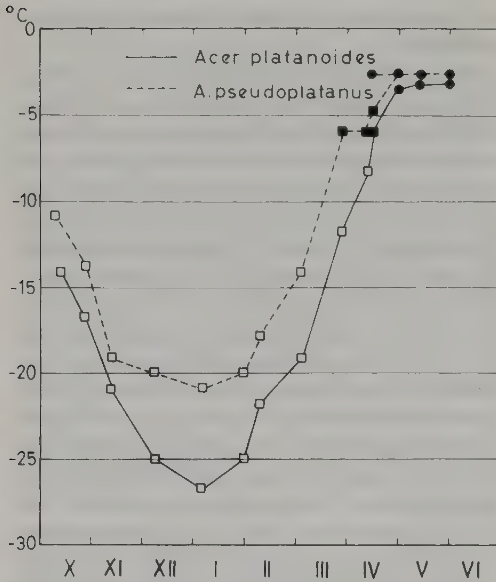


Abb. 1.6.2: Dasselbe wie Abb. 1.6.1, aber für 2 Ahornarten. *A. pseudoplatanus* fehlt in Osteuropa.

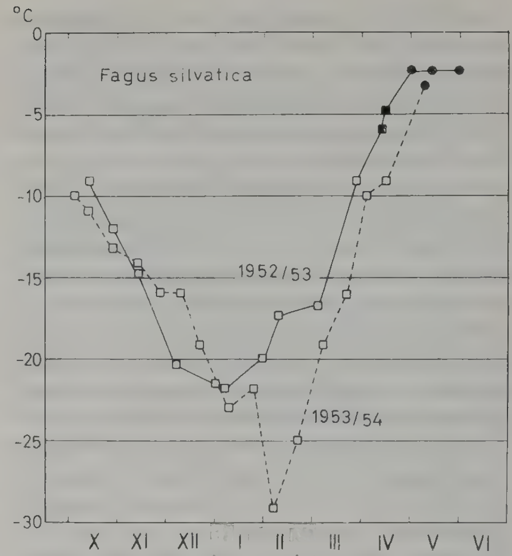


Abb. 1.6.4: Dasselbe wie Abb. 1.6.1., aber für die Buche im milden Winter 1952/53 und im kälteren Winter 1953/54.

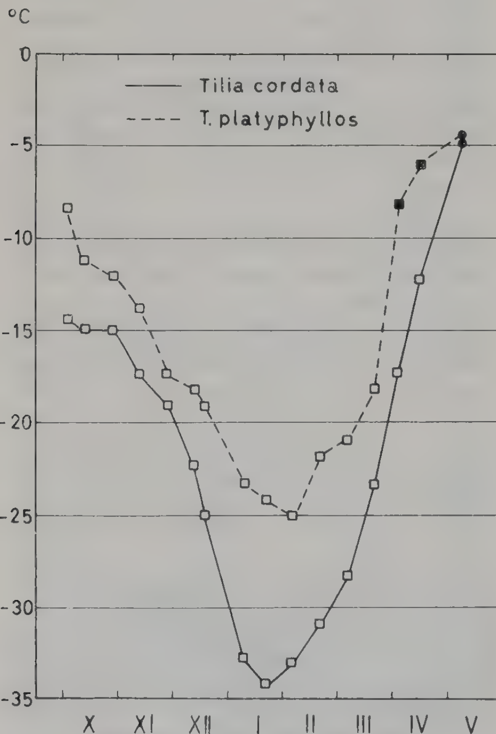


Abb. 1.6.3: Dasselbe wie Abb. 1.6.1, aber für 2 Lindenarten.

härte bei demselben Baum umso größer ist, je tiefere Wintertemperaturen im betreffenden Jahr erreicht wurden. Bei *Fagus sylvatica* trat im Jahre 1952/53 Ende Dezember fast eine Enthärtung ein. 1953/54 war eine solche erst im Februar deutlich. Wir sehen somit, wie genau sich unter natürlichen Bedingungen die Kälteresistenz an die jeweiligen Verhältnisse anpaßt, wodurch Kälteschäden mit einem Minimum von Aufwand vermieden werden.

Schäden können aber auch durch *Frosttrocknis* eintreten.

Durch den Laubabwurf wird im Herbst die transpirierende Fläche der Laubbäume sehr stark reduziert. Die Knospen sind zwar durch die Schuppen und die Achsenorgane durch Korkschichten vor Wasserverlusten weitgehend geschützt, aber geringe meßbare Wasserverluste treten in kalten Wintern doch ein. Sie sind besonders gefährlich, weil ein Ausgleich durch Zuleitung von Wasser nicht erfolgt; denn die Achsenorgane sind gefroren.

Schon 1924 hatte Ivanoff (1924) gezeigt (Tab. 1.13), daß abgeschnittene Zweige von Laub- und Nadelbäumen im Winter Wasserverluste erleiden und zwar die der kahlen Laubbäume größere als die der benadelten Coniferen (pro Einheit der transpirierenden Oberfläche):

Tab. 1.13: Relative Transpirationsverluste im Winter (Leningrad) von abgeschnittenen Zweigen benadelter Coniferen und blattloser Laubbäume bezogen auf die Oberfläche.
Die Verluste von *Larix*-Zweigen (ohne Nadeln) = 1 (nach IVANOFF 1924)

Abies sibirica	0,3	*Alnus glutinosa*	2,59
Pinus sylvestris	0,6	*Acer platanoides*	1,45
Pinus cembra	0,9	*Acer pseudo-platanus*	1,60
Picea obovata	0,8		
Picea excelsa	1,5	*Acer campestre*	2,53
Larix decidua	1,0	*Acer tataricum*	2,68
Betula humilis	0,77	*Fraxinus excelsior*	2,10
Betula pubescens	2,09	*Fagus silvatica*	2,91
Betula verrucosa	2,41	*Quercus pedunculata*	3,38
Salix caprea	0,95		
Salix purpurea	1,93	*Ulmus montana*	3,48
Salix alba	2,97	*Carpinus betulus*	4,58
Alnus incana	1,86	*Tilia platyphyllos*	4,91

GORDJAGIN (1930) hat die Versuche in Kasan wiederholt und gefunden, daß selbst bei Berechnung auf das Frischgewicht die benadelten Zweige der Nadelhölzer nicht mehr Wasser abgeben, als die entlaubten Zweige der Laubhölzer; denn die Nadeln sind xeromorph gebaut und die Stomata bleiben im Winterruhezustand vollkommen geschlossen. Erst nach Eintritt von Tauwetter im Vorfrühling transpirieren die Nadelhölzer bei geöffneten Stomata stärker.

Die Versuche bei Kasan im Winter ergaben bei Laubhölzern mit nördlicher Verbreitung wie Birke, Spitzahorn, Espe, Traubenkirsche ähnlich niedrige Transpirationswerte wie bei Nadelhölzern. Etwa viermal höhere Wasserverluste stellte man dagegen bei der Stieleiche fest; ein gleiches Verhalten zeigten Esche, Flieder und Apfelbaum. Sobald man die Versuche in milden Wintern durchführt, in denen Kälteperioden mit Tauwetter wechseln, findet man bei entlaubten Bäumen und Sträuchern eine viel stärkere Transpiration, sie war z. B. in der Ukraine 3–13mal höher als in normalen, kalten Wintern. In milden Wintern wurden die hohen Wasserverluste der Zweige jedoch bei Tauwetter durch Nachschub aus dem Stamm ersetzt.

Auch in den milden Wintern bei Heidelberg fand THREN (1934) keinen wesentlichen Unterschied im Verhalten von Kiefer und Fichte einerseits und von blattlosen Zweigen der Buche und Eiche andererseits.

Es ist nicht immer leicht, Kälteschäden durch tiefe Temperaturen und solche durch Frosttrocknis zu unterscheiden. Die ersteren werden sichtbar, wenn man nach starken Frösten die Zweige auftaut. Die Gefahr der Frosttrocknis dagegen ist am größten, wenn an milden Tagen im Vorfrühling oder bei starker Einstrahlung bei Lufttemperaturen unter 0 °C die Zweige sich stark erwärmen, die Transpiration sich infolgedessen erhöht, aber ein Wassernachschub nicht erfolgt, weil der Stamm und die Wurzel noch gefroren sind. Frosttrocknisschäden treten deshalb vor allem an warmen Südhängen auf, Frostschäden dagegen an kalten Nordhängen oder in Kaltluftseen. Bei Frosttrocknis nimmt der Wassergehalt der Organe ab, bzw. wird das osmotische Potential des Zellsaftes stärker negativ, d. h., die Zellsaftkonzentration nimmt zu.

Sehr aufschlußreich war das natürliche Experiment im extrem kalten Winter 1928/29, als das sibirische Hoch sich bis nach Mitteleuropa ausdehnte und bei sonnigem Wetter die Wetterstation in Heidelberg vom 1. Januar 1929 bis 7. März nur drei frostfreie Tage verzeichnete; am 12. Februar wurde ein Minimum mit – 21 °C gemessen. Der Neckar war wochenlang fest gefroren. Die meisten Schäden machten sich im März bemerkbar, als die Lufttemperatur rasch anstieg, der Boden aber noch über 1 m tief gefroren war (WALTER 1929). Die oberirdischen Teile der atlantischen, meist nicht abhärtungsfähigen Arten starben ab, nachdem das osmotische Potential immer negativer wurde, und zwar bei *Hedera helix, Ilex aquifolium, Helleborus foetidus, Cytisus scoparius.*

Die mitteleuropäischen Arten *Taxus baccata, Vinca minor, Viscum album* zeigten nur in extremen, sonnigen Lagen Schäden, während *Buxus sempervirens* einen Abfall des osmotischen Potentials bis – 78 bar noch ohne Schaden vertrug. Die abhärtungsfähigen Nadelhölzer *Picea abies, Pinus sylvestris,* aber auch *Abies alba,* sowie die Exoten *Pinus strobus* und *Pseudotsuga menziesii* vertrugen die Kälteextreme ohne Schaden. Ihr osmotisches Potential sank nur wenig ab, sie waren also auch gegen Frosttrocknis resistent. Dagegen erlitten die Exoten in den Park- und Gartenanlagen, die Arten des ZB V sind, sehr starke Schäden (*Aucuba japonica, Euonymus japonicus, Ligustrum ovalifolium, Prunus laurocerasus, Mahonia japonica, Magnolia grandiflora* u. a.), trieben jedoch meist von unten wieder aus. Geschädigt wurden auch die nicht abhärtungsfähigen Coniferen, die z. T. ganz abstarben, wie *Cedrus, Cryptomeria, Chamaecyparis, Sequoiadendron* u. a. Treten solche Schäden in einem Jahrhundert häufiger auf, so gibt man ihre Kulturen auf. Eine Akklimatisation, also Gewöhnung an Kälte, findet nicht statt, sondern eine Auslese von genetisch resistenteren Individuen, wenn solche vorhanden sind.

Die Frosttrocknisgefahr hängt auch vom Boden ab, weil er je nach der Bodenart verschieden lang im Frühjahr gefroren bleibt. Sehr spät tauen Humus- und Torfböden auf (Abb. 1.6.5),

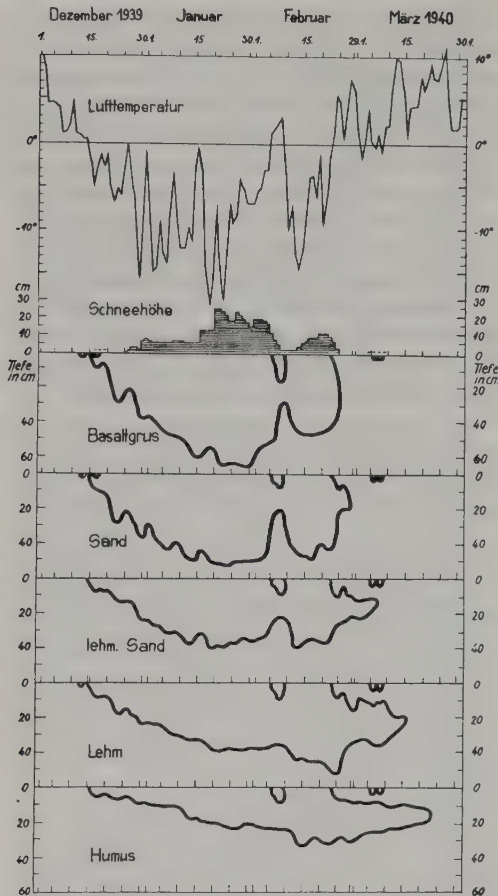


Abb. 1.6.5: Eindringen des Frostes (0° Isotherme) in verschiedene Böden und ihr Auftauen im Frühjahr (nach Kreutz, aus Walter 1960).

wodurch die Wasseraufnahme aus dem Boden erst spät im Frühjahr möglich wird.

Besonders gefährdet durch Frosteinwirkung und Frosttrocknis sind die Bäume an ihrer Verbreitungsgrenze, z. B. die Buchen auf dem Feldberg (Schwarzwald) in fast 1500 m NN. Die Bäume sind durch die Weststürme windgeformt und die obersten sind nur noch niedrige Büsche. Mueller-Stoll (1954) hat dort bei Buchenknospen im Walde (1240 m NN) und an der Baumgrenze (1435 m NN) die Veränderung des Wassergehalts und des potentiellen osmotischen Drucks (– osmotisches Potential) des Zellsafts in den Wintermonaten untersucht. Die Knospen erfahren vor allem in Südexposition eine andere Ausbildung: Sie werden größer und bauchiger, auch die Kurztriebe werden gestaucht und dikker. Die Knospen sind im November am schwersten, sie besitzen das höchste Trockengewicht, aber auch einen relativ großen Wassergehalt. Im Laufe des Winters nimmt ihr Trockengewicht durch Atmungsverlust ab, aber auch der Wassergehalt wird bis zum Januar durch Transpiration geringer. Alle Veränderungen sind bei den Knospen im Walde bei 1240 m NN nur etwa halb so hoch wie an der Baumgrenze in 1435 m Höhe. Der Jahresgang ist jedoch derselbe (Tab. 1.14):

Im September vor dem Laubfall ist die Zellsaftkonzentration und ebenso der Zuckergehalt der Knospen relativ niedrig, der Wassergehalt noch hoch. Nach dem Laubfall und beim Übergang zur Winterruhe (Vorabhärtung) steigt der potent. osmotische Druck vor allem durch Erhöhung des Zuckergehalts stark an und der Wassergehalt sinkt. Im Winter sind die Veränderungen gering und erst im Frühjahr mit zunehmender Aktivität der Knospen sinken der osmotische Wert und der Zuckergehalt, während der

Tab. 1.14: Laubholzknospen der Buche am Feldberg (Schwarzwald)

Zeitpunkt der Probenentnahme		1935 15. XII.	1936 9. II.	2. III.	9. V.	1936 26. IX.	8. XI.
Osmotischer	aus 1435 m Höhe	22,6	23,3	19,2	5,6	9,9	20,1
Druck in bar (P)	aus 1240 m Höhe	21,8	22,4	17,4	5,5		17,3
Gesamt-Zucker	aus 1435 m Höhe	9,6	8,5	5,3	1,6	1,7	9,5
in bar	aus 1240 m Höhe	9,1	7,6	5,1	1,3	2,1	8,1
Wassergehalt	aus 1435 m Höhe	77,3	78,7	84,0	238	135	86,9
% TG (W)	aus 1240 m Höhe	71,5	71,0	86,6	249	152	88,3
Produkt: P × W	aus 1435 m Höhe	1740	1830	1610	1330	1335	1740
	aus 1240 m Höhe	1560	1590	1505	1370		1530

Wassergehalt stark ansteigt. Zusätzlich wurde das Produkt aus Wassergehalt mal osmotischer Druck berechnet, um aus der Erhöhung dieser Zahl in den Wintermonaten die aktive Erhöhung der Zellsaftkonzentration durch Zuckerbildung zu verdeutlichen, die immer mit einer Abhärtung verbunden ist. Das Produkt ist im Winter am höchsten und nach der Enthärtung im Frühjahr (Mai) sinkt das Produkt wieder ab. Die Differenz zwischen den osmotischen Werten aus 1435 m und 1240 m Höhe ist so gering, daß eine Gefährdung der Krüppelbuchen an der Baumgrenze gegenüber denen aus dem Walde durch Frosttrocknis nicht zu erkennen ist. Dagegen wurde im Juni 1936 das frisch ausgetriebene Laub in den höheren Lagen durch einen Spätfrost von − 3 °C schwer geschädigt, so daß in freier Lage Ende Juni kaum ein grünes Blatt zu finden war. Zwar wurden im Laufe des Sommers neue Laubtriebe hervorgebracht, in den oberen Lagen reicht jedoch die Zeit zum Ausreifen derselben nicht aus. So dürften diese Spätfrostschäden wohl die Hauptursache für die obere Verbreitungsgrenze der Buche im Gebirge sein.

Dieselbe Erfahrung hat man mit der Buche an ihrer Ostgrenze gemacht; dort wurden wiederholt Spätfrostschäden beobachtet. Auch auf dem Krimgebirge (vgl. p. 530) konnten wir am Nordhang bei den obersten Buchen Spätfrostschäden feststellen; die letzten Vorposten der Buche stehen im Windschutz, ein Zeichen, daß dort die Winterstürme eine zusätzliche Belastung sind und die Verbreitung begrenzen.

1.6.2 Die Kälteresistenz des krautigen Unterwuchses

Den tiefen Temperaturen im Winter sind auch die Arten der Krautschicht ausgesetzt, wenn auch die Extreme bei den im Boden überwinternden Organen oder bei den oberirdischen, aber von Schnee bedeckten Teilen stark gemildert sind. In diesem Falle konnte Till (1956) ebenfalls einen deutlichen Jahresgang der Frosthärte nachweisen mit einer Enthärtung im März bis Mai, geringerer Frosthärte während der Sommermonate, einer Abhärtung im Oktober bis Dezember und größerer Frosthärte in den Wintermonaten. Dabei zeigt es sich, daß die Rhizome im Winter eine geringere Frosthärte besitzen als die Knospen oder die überwinternden Blätter, die stärkeren Frösten ausgesetzt sind (Abb. 1.6.6).

Zusammenfassend kann man sagen, daß unter natürlichen Verhältnissen die Abhärtung graduell so abgestimmt ist, daß weder in milden noch in extremen Wintern Schäden auftreten, außer in wenigen Fällen an den thermisch bedingten Verbreitungsgrenzen. Bei Arten der Zonobiome II–V, die nur episodischen, zu verschiedenen Zeiten gelegentlich auftretenden Kälteeinbrüchen ausgesetzt sind, wäre eine Abhärtung, die mit einer längeren Ruhephase verbunden ist, unproduktiv. Auch dort treten Frostschäden großen Ausmaßes meist nur bei Kulturen oder Aufforstungen auf. Stark erniedrigte osmotische Potentiale durch Frosttrocknis hat Thren (1934) bei Waldpflanzen in schneearmen Wintern bei Heidelberg beobachtet. Aber es handelte sich dabei um boreale Elemente, wie *Vaccinium myrtillus,* die in Nordfinnland die Winter überdauern, weil ihre Frostresistenz − 30 °C erreicht und sie vor Frosttrocknis durch eine hohe Schneedecke geschützt sind (Havas 1971), oder es waren subatlantische Florenelemente an ihrer östlichen Verbreitungsgrenze *(Sarothamnus scoparius, Calluna vulgaris, Teucrium scorodonia, Digitalis purpurea).* Zudem bildeten diese Arten den Unterwuchs in unnatürlichen Kiefernforsten.

Die Änderungen der Frostresistenz und zugleich der Austrocknungsresistenz wurden auch bei Farnen untersucht, und zwar sowohl bei den Sporophyten als auch bei den Gametophyten (Kappen 1964, 1965). Der Übergang von poikilohydren Farnen, die völliges Austrocknen vertragen, zu homoiohydren, die es nicht aushalten, ist ein ganz allmählicher und jahreszeitlich verschieden.

Ganz anderen Kältewirkungen sind die Frühlingsgeophyten (Ephemeroiden) in den Laubwäldern Mitteleuropas ausgesetzt. In den Wintermonaten sind ihre Speicherorgane im Boden vor starkem Frost geschützt. Aber im Frühjahr, noch bevor der Schnee geschmolzen ist, treiben sie aus und die grünen Blätter, auf die bald die Blüten folgen, sind den wechselnden Temperaturen im Frühjahr ausgesetzt.

Besonders extreme Verhältnisse herrschten in Stuttgart im Frühjahr 1984. Schon im Februar blühten in den Gärten *Eranthis hiemalis* in Südexposition, bald kamen bei *Galanthus nivalis* die Blätter und die Blütenknospen aus dem Boden heraus. Ein stabiles Hoch über Skandinavien bewirkte jedoch eine Kaltluftzufuhr aus NE mit sonnigem Wetter über Mitteleuropa den ganzen Februar und März hindurch. Die Tagestemperaturen erreichten + 5 bis + 10 °C; in den kalten

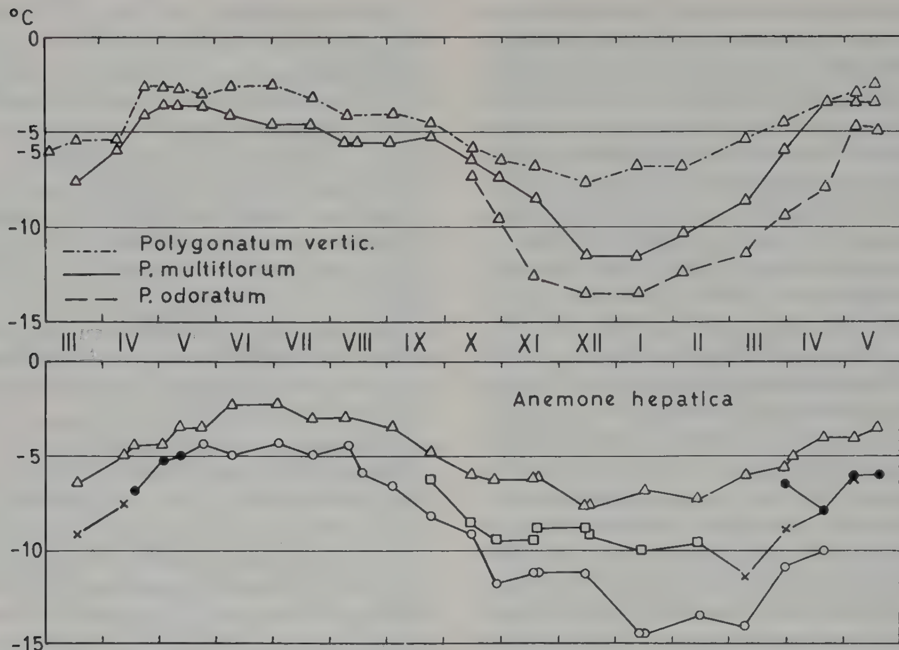


Abb. 1.6.6: Jahresgang der Frosthärte bei einigen krautigen Arten des Waldes im Jahre 1952/53 (nach TILL 1956).
△ Rhizome, ○ Blätter, ● junge austreibende Blätter, × Blüten, □ Blütenknospen. Bei den Rhizomen der *Polygonatum*-Arten zeigen die weiter nach Norden oder höher ins Gebirge gehenden Arten eine geringere Frosthärte, weil sie besser durch die Schneedecke vor der Kälte geschützt sind.

Strahlungsnächten sank die Temperatur auf – 5 bis – 7 °C.

Die Frühlingsgeophyten waren somit einem dauernden Frostwechsel ausgesetzt, ähnlich wie die Páramopflanzen in den äquatorialen Gebirgen (Bd. 2, pp. 72/73). Die Pflanzen waren nachts gefroren und erwärmten sich am Tage relativ stark. Die Blätter von *Eranthis* hielten das aus, die Blütenblätter weniger gut; Früchte mit Samen wurden spärlicher als sonst angesetzt. Bei *Galanthus* blieben die Blätter und Blütenknospen ungeschädigt, die Blüten öffneten sich erst später.

Die Frostresistenz dieser Frühlingsgeophyten wurde genauer bei Innsbruck untersucht (PACK unveröff.). Ihre Entwicklung verläuft in vier Phasen: 1) Austreiben und Blüte, 2) Junge Frucht und Blattstreckung, 3) Ausgewachsene Blätter und noch wachsende Frucht, 4) Vergilben der Blätter und Fruchtreifen.

Während der ersten 2 Phasen sind die Pflanzen immer wieder dem Frost ausgesetzt. Ihre Frostresistenz beträgt – 9 °C. Stärkere Fröste werden nur dann ohne Schäden vertragen, wenn die Pflanzen von Schnee bedeckt sind. Während der letzten 2 Phasen treten nur noch ausnahmsweise leichte Fröste auf und die Frostresistenz sinkt auf – 3 °C ab. TILL (1956) gibt folgende maximale Frostresistenz an: *Leucojum vernum* – 9 ° bis – 10,5 °C, *Galanthus nivalis* – 12,0 °C, *Eranthis hiemalis* – 9,5 °C, *Ficaria verna* – 9 °C. Die Pflanzen können bei völliger Ruhe im Laboratorium bis – 5 oder – 6 °C unterkühlt werden, frieren dann aber ganz durch, ohne daß beim Auftauen Schäden festzustellen sind. Die Photosynthese hört bei diesen Arten erst auf, wenn die Pflanzen gefrieren und die CO_2-Diffusion unterbunden wird. Aber sie setzt wieder ein, wenn die Pflanzen auftauen, steigt mit Zunahme der Temperatur linear an und weist ein sehr breites Optimum von 9 bis 28 °C auf. Selbst bei 36 °C beträgt das Assimilationsvermögen noch 50% des Maximalwertes.

Diese hohe Hitzeanpassung ist erstaunlich und könnte damit zusammenhängen, daß diese Iridaceen bzw. Liliaceen genetisch mediterrane Elemente sind.

Unter optimalen Bedingungen werden im Mittel 50 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$ oder 14 mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$ assimiliert (wobei die doppelte Blattoberfläche gemessen wird). Die Tagesausbeute

unter günstigen Bedingungen beträgt 300–400 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot d^{-1}$.

Der Jahresgewinn wird auf 12–13 g $CO_2 \cdot gTG^{-1}$ veranschlagt, was mit Kojic (1964b) gut übereinstimmt. Die Atmungsverluste sind relativ gering, weil die Nächte noch kalt sind. Das Besondere ist, daß in diesem Falle das häufige Gefrieren der Blätter keinen negativen Einfluß auf die Photosynthese ausübt.

Der Übergang vom Winter zum Frühjahr vollzieht sich im kontinentalen Osteuropa in viel kürzerer Zeit als in Westeuropa, deshalb ist die Vegetationszeit der Frühlingsgeophyten (Ephemeroiden) in Osteuropa stark verkürzt (Goryshina 1972). Der längere und strengere Winter in Osteuropa wirkt sich auch beim Überwintern der anderen Kräuter aus: *Asperula odorata* überwintert in England in grünem Zustand, ebenso in Mitteleuropa in nicht extrem kalten Wintern, in Osteuropa dagegen nur sehr selten; *Campanula trachelium* beginnt in Westeuropa im März auszutreiben, in Osteuropa dagegen gehört sie zu den Sommerpflanzen. Dadurch kommen allgemein größere Abweichungen der Phänophasen in Westeuropa im Vergleich zu Osteuropa zustande.

Für eine normale Entwicklung der Frühlingsgeophyten mit Zwiebeln sind auch die Temperaturen im Sommer und Herbst von Bedeutung, denen die Zwiebeln ausgesetzt sind. Im Gegensatz zu den anderen krautigen Arten zeichnen sie sich im Sommer äußerlich durch einen Ruhezustand aus, der bis Dezember anhält. Bei *Scilla sibirica* beginnt beim Übertragen der Zwiebeln im September in einen warmen Raum das Austreiben erst nach 50 Tagen, im Oktober aber schon nach 26–27 Tagen. Das Wachstum war in diesen Fällen langsam und nach 3 Monaten gingen die Pflanzen ohne zu blühen ein. Dagegen setzte das Wachstum im Dezember im warmen Raum sofort ein und nach 2–3 Tagen begann die Blüte.

Durch richtige Einwirkung verschiedener Temperaturen zu verschiedenen Zeiten können die Zwiebelgärtnereien zu jeder gewünschten Zeit blühende Pflanzen liefern.

1.6.3 Ökophysiologie der nemoralen Baumarten

Die Bäume sind schon ihrer Größe wegen ein sehr schwieriges Objekt für experimentelle Untersuchungen. Dazu kommt, daß die Umweltbedingungen, in denen sich ein Baum befindet, nicht einheitlich sind. Das Kronendach ist ganz anderen Temperaturen unterworfen als der untere oder innere Teil der Krone. Deshalb ist es nicht leicht, den Baum als einen einheitlichen Organismus zu erfassen, was bei ökologischen Untersuchungen notwendig ist. Das Experimentieren mit jungen Baumpflanzen oder einzelnen Zweigen ist nur ein Notbehelf; man muß alle Altersstadien berücksichtigen. Wir beginnen mit den älteren, grundlegenden Erkenntnissen: Der Baumwuchs als solcher ist aus dem Konkurrenzkampf um das Licht zu verstehen. Je höher sich die Pflanzen über die Bodenoberfläche erheben, desto günstiger sind sie hinsichtlich des für die Photosynthese notwendigen Lichtfaktors gestellt. Zugleich wird aber dadurch die Wasserversorgung zum Problem. Die höhere Saugspannung (niedrigeres Wasserpotential), die notwendig ist, um das Wasser bis zu den Gipfelteilen zu heben, hat zugleich durch Erhöhung der Zellsaftkonzentration eine ungünstigere Plasmahydratur zur Folge (Bd. I, S. 326). Die Wasserversorgung der Gipfelpartien gegen die Konkurrenz der tieferen Teile der Krone wird bei einem Baum dadurch erreicht, daß im Wasserleitungssystem beim Anschluß der Seitenzweige an die Hauptleitungsbahnen beträchtliche Widerstände eingeschaltet werden, während die Wasserversorgung der Leittriebe durch eine Zunahme der Leitflächen erleichtert wird (Huber 1956). Dadurch kommt eine harmonische Ausbildung der gesamten Krone zustande, wie wir sie bei einzeln stehenden alten Buchen, Linden oder Eichen bewundern. Obgleich beim Wassertransport der Reibungswiderstand in den Gefäßen und die Schwerkraft zu überwinden sind, bleiben die osmotischen Potentiale der Blätter unabhängig von der Insertionshöhe ziemlich konstant, z. B. fiel bei *Castanea vesca* der Wert von – 16,4 bar in 2,5 m Höhe nur auf – 18,8 bar in 22 m Höhe, oder bei einer Fichte von – 18,4 bar beim 21. Wirtel von oben nur auf – 20,7 bar beim obersten Wirtel. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß die oberen Kronenteile selbst bei lichtstehenden Bäumen immer mehr Licht erhalten als die unteren, was allein schon eine Erniedrigung des osmotischen Potentials bewirkt. Sonnenblätter besitzen deshalb stets eine xeromorphere Struktur als Schattenblätter (vgl. p. 79).

Die großen Wassermengen, die von einer Baumkrone durch Transpiration an die Atmosphäre abgegeben werden, setzen eine feine Regulation des Wasserhaushalts bei wechselnden Außenbedingungen voraus. Deshalb schränken die Bäume die Transpiration frühzeitig durch

Tab. 1.15: Osmotische Potentiale und deren Tagesschwankung bei *Pirus elaeagrifolia* bei zunehmender Dürre im Sommer an der Laubwaldgrenze bei Ankara (nach BIRAND 1938)

	April	Mai	Juni	Juli	August	September
Vormittagswerte in bar	−17,6	−19,9	−24,2	−29,9	−34,0	−34,9
Tagesschwankung in % ders.	8,4	10,0	8,1	2,7	0,1	0

teilweisen Stomataschluß ein, sobald die Wasserversorgung erschwert ist.

Die Tagesschwankungen des osmotischen Potentials sind daher bei den Blättern der Bäume relativ gering, insbesondere unter extremen Bedingungen, wenn die Wasservorräte im Boden abnehmen (Tab. 1.15).

Man erkennt, wie bei zunehmender Verschlechterung der Wasserbilanz ein Anstieg der Vormittagswerte erfolgt, aber nur anfangs die Tagesschwankung zunimmt, sehr bald jedoch infolge der Stomataregulation immer stärker abnimmt, bis im September die Stomata dauernd verschlossen bleiben. Unter den günstigeren Wasserverhältnissen Mitteleuropas kommen solche extremen Bedingungen seltener vor. Die Sonnen- und Schattenblätter transpirieren bei guter Wasserversorgung entsprechend den jeweiligen Verdunstungsbedingungen in der Sonne bzw. im Schatten. Aber schon bei geringen Sättigungsdefiziten wird die Transpiration eingeschränkt und oft bei Sonnen- und Schattenblättern fast gleichzeitig, was ein Zeichen für die Einheitlichkeit des gesamten Wassersystems ist. Jede Störung der Wasserbilanz hat eine Erhöhung des Kohäsionszuges in allen Gefäßen zur Folge, die man an den Änderungen des Stammdurchmessers bei Bäumen feststellen kann. Solche Messungen mit Dendrometern (mit präzisen elektrischen oder mechanischen) zeigen tagesperiodische Schwankungen, die eine Dickenzunahme durch die Kambiumtätigkeit überlagern. Im Laufe des Tages tritt eine Schrumpfung des Durchmessers ein, in der Nacht eine Ausdehnung. Die Ausschläge können ½ mm betragen. Sie verlaufen spiegelbildlich zur Lufttemperatur und der potentiellen Verdunstung, die beide ebenso wie die Transpiration von der Einstrahlung abhängen (IMPENS and SCHALCK 1964). Die Stammdurchmesseränderungen hinken gegenüber den Transpirationsänderungen etwas nach. Denn das Gefäßsystem ist elastisch.

Parallel zu den Änderungen der Transpiration und der Kohäsionsspannung ändert sich auch die Geschwindigkeit des Transpirationsstroms in den Gefäßen. Nachts ist sie kaum meßbar, dann folgt ein rascher Morgenanstieg, der bei gutem Wetter zu einem ziemlich gleichbleibenden Maximalwert am frühen Nachmittag führt, worauf abends wieder ein Abfall erfolgt (vgl. Abb. 1.6.7). Die Elastizität des Gefäßsystems hat wiederum zur Folge, daß der Anstieg am

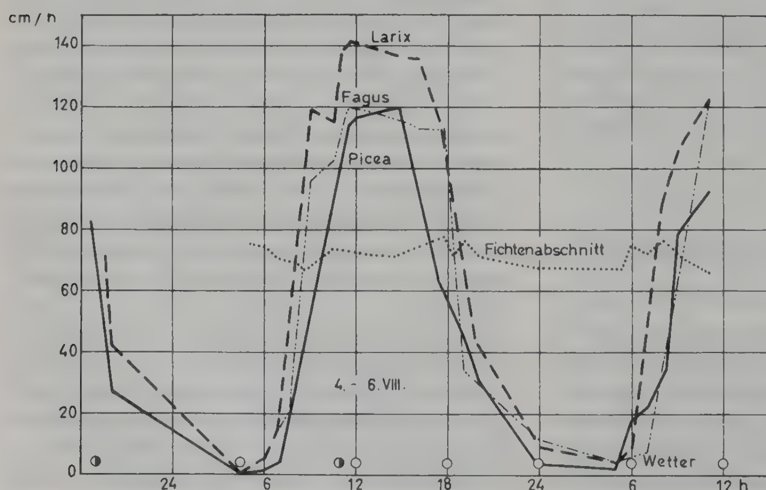


Abb. 1.6.7: Tagesgang der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes bei 3 Baumarten (nach SCHUBERT aus WALTER 1968). Punktiert = Nullwert, vergleichsweise bei einem nicht durchströmten (abgeschnittenen) Ast (zeigt bei der Kompensationsmethode das Einsetzen des Anschlags immer zur gleichen Zeit an).

Morgen in den Zweigspitzen beginnt und gegen die Stammbasis fortschreitet; ebenso hört der Transpirationsstrom abends zuerst in den Zweigen auf, während der Nachtstrom an der Stammbasis noch stundenlang anhalten kann. Die absolute Geschwindigkeit des Transpirationsstromes hängt natürlich vom Querschnitt der leitenden Fläche und dem jeweiligen Reibungswiderstand ab. Sie ist deshalb bei ringporigen Hölzern mit einem leitenden Jahresring mit sehr weitlumigen Gefäßen höher als bei den zerstreutporigen Hölzern mit viel englumigeren Gefäßen. Folgende mittäglichen Höchstgeschwindigkeiten in $m \cdot h^{-1}$ wurden gemessen (nach HUBER 1956):

Tab. 1.16: Geschwindigkeit Wasserleitung in $m \cdot h^{-1}$

Ringporige Laubhölzer	4 – 44
Zerstreutporige Laubhölzer	1 – 6
Nadelhölzer	1,2– 1,4
Zum Vergleich:	
krautige Pflanzen	10 – 60
Lianen	150

Die Baumkrone von einzelnstehenden Bäumen ist kuppelförmig, gedrungen oder sehr schlank. Ihre Oberfläche wird von den Blättern an den Zweigenden gebildet. Auf der Südseite sind die Blätter einer stärkeren Strahlung ausgesetzt, durch die sie sich stärker erwärmen und deshalb stärker transpirieren als auf der Nordseite. Die Exposition wirkt sich ebenso aus wie bei den Kugel- oder Säulenkakteen in Arizona (Bd. 2, p. 236). Die Blätter auf der S- bis SW-Seite der Baumkrone sind xeromorphe Sonnenblätter, die auf der N- bis NE-Seite dagegen hygromorphe Schattenblätter. Ebenso wie bei den Kakteen wird die Blütenbildung bei Bäumen auf der SW-Seite am stärksten gefördert.

Besonders deutlich ist der Schattenblattcharakter bei den Blättern des inneren Teiles der Krone ausgeprägt, wobei die Schattenbäume mit sehr dichter Krone ganz im Inneren überhaupt keine Blätter ausbilden.

Da sich die Lichtintensität im Laufe des Tages ständig ändert und an einzelnen Tagen, je nach der Bewölkung, verschieden ist, wird die relative Beleuchtung der Blätter, d. h. ihr *«Lichtgenuß»* in % der mittleren vollen Tagesstrahlung angegeben. Blätter werden nur ausgebildet, wenn der Lichtgenuß ein bestimmtes Minimum (L_{min}) überschreitet. Wir unterscheiden Schattholzarten mit einem niedrigen L_{min} und deshalb dichter Krone und Lichtholzarten mit lichter Krone und hohem L_{min}. Allerdings ist jeweils das L_{min} unter günstigen Wuchsverhältnissen (z. B. bei allein stehenden Bäumen) tiefer als bei Bäumen im dichten Bestand unter starkem Konkurrenzdruck. Dasselbe gilt für arme Böden oder ungünstige Temperaturverhältnisse im Norden oder im Gebirge.

Das Lichtgenußminimum ist z. B. für die Hasel *(Corylus avellana)* in Schweden auf armen Böden 5,3–4,3%, während es auf guten Böden bei 2% liegt (HESSELMANN 1904).

Folgende Tab. 1.17 gibt das Lichtgenußminimum für die Blätter verschiedener Laubbaumarten aber auch Nadelhölzer an (WIESNER 1907, HESSELMANN 1904).

Tab. 1.17: Lichtgenußminimum bei Bäumen

Baumart	freistehend	im Bestand
Fagus sylvatica	1,2%	1,6%
Aesculus hippocastanum	1,2%	1,7%
Carpinus betulus	–	1,8%
Acer pseudoplatanus	–	1,8%
Acer campestre	2,3%	–
*Quercus robur**	5,0%*	4,0%
Populus alba	–	6,7%
Populus nigra	–	9,1%
Betula pendula	–	11,0%
Populus tremula	–	11,0%
Sorbus aucuparia	–	12,0%
Fraxinus excelsior	–	17,0%
Nadelhölzer		
*Picea abies**	3,6%*	2,8%
Pinus sylvestris	–	10,0%
Larix decidua	–	20,0%

* Messungen in Schweden, daher nicht direkt vergleichbar.

Die Lichtverhältnisse am Waldboden hängen natürlich sehr stark von der Dichte der Krone ab, aber nicht nur von dieser, sondern in dichten Beständen auch von der Schattenwirkung der Stämme und der unteren toten Äste. In dichtem Fichtenbestand beträgt der Lichtgenuß am Boden oft nur 0,1%; für die Laubbäume gelten die oben angeführten Werte nur bei voller Belaubung im Sommer.

Die Keim- und Jungpflanzen der Schattbaumarten kommen ebenfalls mit weniger Licht aus als die der Lichtbaumarten, aber sie entsprechen nicht immer genau den angeführten L_{min}-Werten; denn die Jungpflanzen müssen die At-

mungsverluste aller nicht grünen Organe kompensieren und einen Überschuß für das Wachstum produzieren.

Folgende Lichtgenußminima werden für die Jungpflanzen einiger europäischer und amerikanischer Baumarten genannt (Lyr et al. 1964):

Tab. 1.18: Lichtgenußminimum der Jungpflanzen

Betula pendula	12–15%	*Larix decidua*	10–12%
Quercus borealis	5%	*Pinus sylvestris*	12%
Fraxinus excelsior	2–3%	*Picea abies*	3–4%
Tilia cordata	1%	*Pseudotsuga menziesii*	ca. 1%

Je stärker die Beschattung ist, desto mehr nimmt die Stoffproduktion der Jungpflanzen ab. Auffallend dabei ist, daß der Wurzelanteil am Gesamttrockengewicht besonders stark absinkt, während der Höhenzuwachs sogar begünstigt wird. Dadurch erhält die junge Baumpflanze die Möglichkeit, sich rascher über eine beschattende untere Krautschicht zu erheben und die Blätter bei einer größeren Helligkeit zu entfalten. Dasselbe Verhalten zeigten auch 1–2jährige Buchensämlinge im Wesergebiet. Ihre Substanzproduktion erreicht bei einem Lichtgenuß von 20% ungefähr 50% derjenigen auf einer freien Fläche; erst bei noch stärkerer Beschattung fällt die Produktion stark ab. Mit einem Kümmern der Jungbuchen ist erst bei Beschattungsgraden, die unter 10% (auf guten Böden weit darunter) liegen, zu rechnen. Die Beeinträchtigung des Höhenwachstums tritt erst ein, wenn die Jungbuchen weniger als 20% des vollen Tageslichts erhalten. Die Blätter erreichen bei einem Lichtgenuß von 12% sogar die doppelte Größe im Vergleich zu denen bei vollem Tageslicht gewachsenen.

Besonders kritisch wird es für die Sämlinge, wenn die im Samen enthaltenen Reserven aufgebraucht sind. Bei Eichensämlingen ist das erst im zweiten Jahr der Fall. Unter ungünstigen Lichtverhältnissen gehen sie dann zugrunde. Zuweilen gelingt es ihnen noch, einige weitere Jahre zu überstehen, ohne die Möglichkeit zu haben, die Blattfläche zu vergrößern. Dabei wird das Verhältnis der produktiven Blattmasse zu der unproduktiven, von Jahr zu Jahr sich vergrößernden Stengel- und Wurzelmasse immer ungünstiger, die Stoffbilanz wird negativ und der Jungwuchs stirbt ab (Burschel et al. 1964, 1965). Für den Wettbewerb der Baumarten untereinander ist ausschlaggebend: 1). die Schattenverträglichkeit des Jungwuchses und 2). der Höhenzuwachs sowie das erreichbare Alter. Langlebige Schattholzarten setzen sich deshalb unter für sie günstigen Standortbedingungen mit der Zeit gegenüber kurzlebigen Lichtholzarten durch.

Letztere werden verdrängt, weil sie sich unter den Schattholzarten nicht verjüngen können. Sie halten sich nur zeitweise auf durch äußere Einwirkung gelichteten Flächen (Windbruch, Waldbrand, Kahlschlag) oder an Standorten, die für die Schattholzarten ungünstig sind. Die zonale Vegetation wird deshalb meist durch die am meisten schattenertragende und das dichteste Kronendach besitzende Baumart gebildet, es sei denn, daß andere Faktoren ihre Wettbewerbsfähigkeit herabsetzen.

Die anatomisch-morphologischen Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern sind bei den Schattholzarten natürlich größer als bei den Lichtholzarten. *Aber die Bezeichnung Sonnen- und Schattenblätter ist eigentlich falsch, denn für ihre Ausbildung sind nicht die Lichtverhältnisse maßgebend, sondern der Wasserhaushalt* (Sonnenblätter sind relativ xeromorph, Schattenblätter hygromorph).

Die Schattholzarten zeichnen sich durch eine determinierte Blattbildung aus, d. h. die Zahl der Blätter und auch ihre anatomisch-morphologische Struktur ist bereits in der Knospe festgelegt. Im Frühjahr wachsen beim Austreiben in kurzer Zeit die Blätter aus. Wie wir bereits in Bd. 1, p. 95 hinwiesen, werden die Blattanlagen in den Knospen schon im Spätsommer des Jahres vorher angelegt. Der Vegetationskegel wird durch Knospenschuppen eingehüllt und ist nie dem Licht ausgesetzt. Ausschlaggebend für die Determinierung der Blattanlagen ist, daß zu diesem Zeitpunkt die Wasseraktivität (Hydratur) des Plasmas durch die erhöhte Transpiration der Sonnenzweige stärker herabgesetzt wird als bei den Schattenzweigen. Heute wird das Wasserpotential in den Leitbahnen der Zweige mit der Druckbombe gemessen, aber sie gibt nur die Kohäsionsspannung in den Gefäßen an und nicht die Wasseraktivität (Hydratur) des Protoplasmas, das durch den Turgor-Mechanismus vor den kurzfristigen Schwankungen des Wasserpotentials abgepuffert wird. Für den Ablauf der Wachstumsvorgänge ist die Hydratur des Plasmas maßgebend, die vom osmotischen Potential des Zellsaftes abhängt. Bei einer ungünstigeren Wasserbilanz der stärker bestrahl-

ten Zweige mit erhöhter Wasserabgabe erfährt auch die Hydratur der embryonalen Zellen in den an diesen Zweigen angelegten Knospen eine Erniedrigung, wodurch *die xeromorphere Struktur bereits in den Blattanlagen fixiert wird.* Daß die Wasserbilanz der besonnten Zweige ungünstiger ist als die der Zweige im Schatten, wird durch die Erniedrigung des osmotischen Potentials ihrer Blätter angezeigt, z. B. bei *Fagus sylvatica* ist das osmotische Potential des Zellsaftes bei Sonnenblättern – 16,5 bar gegenüber – 11,7 bar bei Schattenblätter.

Die Sonnenblätter haben bei der Buche nur eine halb so große Fläche wie die Schattenblätter, aber sind dicker, was auch für ihre Cuticula gilt. Ihr Trockengewicht ist pro Flächeneinheit 2–3mal größer. Die Epidermiszellen sind kleiner und die Stomatazahl ist pro 1 mm^2 Blattfläche größer. Das Leitungssystem ist durch eine dichtere Aderung besser ausgebildet. Diese typischen Merkmale der xeromorpheren Struktur gehen aus Tabelle 1.19 deutlich hervor:

Als weiteres Beispiel wählen wir die aus N-Amerika stammende Laubholzart *Robinia pseudacacia* mit gefiederten Blättern, die oft in Steppengebieten (Ungarn, Ukraine) gepflanzt wird und sich infolge ihres sehr ausgedehnten Wurzelsystems gut bewährt hat. Obgleich diese Baumart eine lichte Krone besitzt, sind die morphologisch-anatomischen Unterschiede zwischen ihren Sonnen- und Schattenblättern besonders groß (WALTER 1931); das zeigen die Abb. 1.6.8 und 1.6.9 und die Tabelle 1.20:

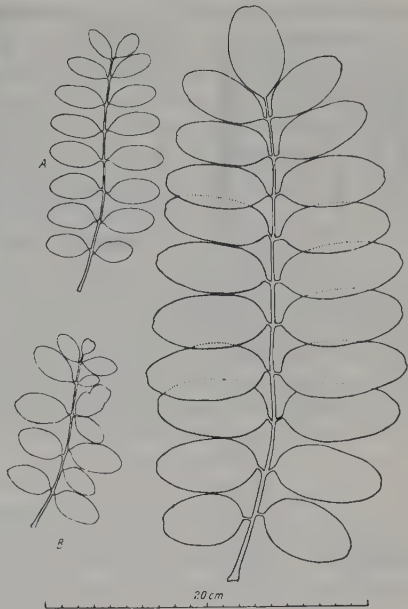


Abb. 1.6.8: Links (A und B) zwei Sonnenblätter und rechts ein Schattenblatt von *Robinia pseudacacia* (nach WALTER 1931).

Die Tagesschwankungen des osmotischen Potentials sind an sonnigen Sommertagen bei den Sonnenblättern größer als bei den Schattenblättern, obgleich sich die Fiederblätter um die Mittagszeit aufrichten und nur schräg von den Sonnenstrahlen getroffen werden (Tab. 1.21):

Tab. 1.19: Anatomische Merkmale der Sonnen- und Schattenblätter von *Fagus sylvatica* (aus WALTER 1968)

	Blattdicke in µm	Anzahl der Epidermiszellen pro 1 mm^2 Oberseite	Anzahl der Epidermiszellen pro 1 mm^2 Unterseite	Zahl der Stomata pro mm^2 der Blattunterseite	Länge der Adern in mm pro mm^2 Blattfläche
Sonnenblätter	160	1725	3000	415	12,2
Schattenblätter	73	938	1125	113	8,8

Tab. 1.20: Relative quantitative morphologisch-anatomische Unterschiede der Sonnen- und Schattenblätter von *Robinia pseudacacia* (aus WALTER 1931). Zahlen = Verhältnis Sonnenblatt/Schattenblatt

Blattfläche	Blattdicke	Dichte der Aderung	Länge der Schließzellen	Größe der oberen Epidermiszellen	Zahl der Haare Oberseite	Zahl der Haare Unterseite
1 : 8,6	1,2 : 1	1,4 : 1	1 : 1,3	1 : 2	1,5 : 1	1,9 : 1

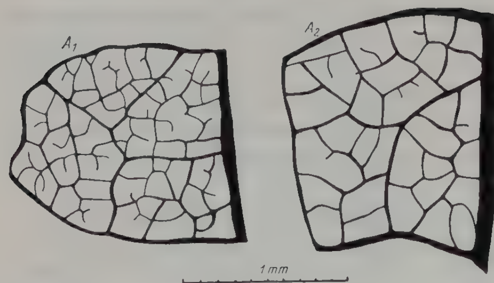


Abb. 1.6.9: Blattaderung bei *Robinia pseudacacia*: links vom Sonnenblatt, rechts vom Schattenblatt.

Tab. 1.21: Tagesschwankung des osmotischen Potentials in bar bei *Robinia pseudacacia* (in Ungarn)

	morgens	mittags	nachmittags
Sonnenblätter	−17,3 bar	−18,1 bar	−17,6 bar
Schattenblätter	−12,2 bar	−12,6 bar	−12,5 bar

Die tieferen osmotischen Potentiale bleiben auch nach 24-stündiger Aufsättigung erhalten, wie folgende zwei Parallelproben (vgl. Tab. 1.22) zeigen.

Tab. 1.22: Osmotische Potentiale bei Sonnen- und Schattenblättern von *Robinia pseudacacia* vor und nach Aufsättigung

	um 14.50 h in Sonne	nach Aufsättigung
Sonnenblatt I	20,5 bar	19,6 bar
Sonnenblatt II	21,7 bar	19,7 bar
Schattenblatt I	14,0 bar	13,4 bar
Schattenblatt II	14,5 bar	13,5 bar

Im Gegensatz dazu sinken die Wasserpotentiale bei völliger Aufsättigung praktisch auf Null, während die Aktivität des Wassers (Hydratur) des Plasmas, wie aus der Tabelle 1.22 zu ersehen ist, bei den Sonnenblättern stärker herabgesetzt bleibt als bei den Schattenblättern.

Auch physiologisch unterscheiden sich die Sonnenblätter stets von den Schattenblättern, z. B. in bezug auf die Atmung, Photosynthese etc., wie folgende Angaben (vgl. Tab. 1.23) für die Buche und Eiche zeigen.

Die chemische Zusammensetzung weist ebenfalls Unterschiede auf. Bei Sonnenblättern ist der Gehalt an Cutin, Rohlipiden, Cellulose und

Tab. 1.23: Atmungsintensität und Lichtkompensationspunkte von Sonnen- (So) und Schattenblättern (Sch) (nach BOYSEN-JENSEN 1932).

		Atmung ($mg\ CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$)	Lichtkompensationspunkt in % des Tageslichts
Buche	So	1,0	1,0
	Sch	0,2	0,3
Eiche	So	1,2	1,4
	Sch	0,4	0,4

Stärke höher als bei Schattenblättern, wie Untersuchungen an Blutbuchen von HAAS (1967) ergaben.

Im Rahmen des Solling-Projekts hat SCHULZE (1970) den CO_2-Gaswechsel eines *Fagus sylvatica*-Bestandes bei Göttingen am Standort sowohl im Bereich der Sonnenkrone bei einem 26 m hohen Baum, als auch der Krone in 17 m Höhe im unteren Kronenbereich vom 6. 3. 1968 bis in den November an 230 Tagen fortlaufend verfolgt. Der 120 Jahre alte Buchenbestand in 500 m NN stockte auf nährstoffarmer Braunerde. Das Klima in diesem Gebiet ist humid (Niederschlag im Untersuchungsjahr 742 mm, im Juni 122 mm, im Juli 110 mm) bei einer Julitemperatur von 16 °C (Max. 25,4°), Januartemperatur − 3,5 °C (Min. −14,7°).

Die Entwicklung der Buche verlief folgendermaßen:

Austreiben der Knospen 20.–23. 4., Blütenbeginn 26. 4., Streckungswachstum der Triebe beendet am 6. 5. und Beginn der Verholzung; Laub wird dunkelgrüner bis Ende Mai, Trockengewichtszunahme der Sonnenblätter Mitte Juni abgeschlossen (die der Schattenblätter erst Anfang Juli). Ein Schattenblatt ist dann mit ca. 0,3–0,4 dm^2 etwa doppelt so groß wie ein Sonnenblatt, hat aber nur ein ⅓–½ so großes Trockengewicht pro Blattfläche (0,2 $g \cdot dm^{-2}$), jedoch die doppelte Chlorophyllmenge pro Trockengewicht (10 $mg \cdot g^{-1}$). Beginn der Verfärbung der Sonnenblätter an heißen Augusttagen und des Abfalls Ende August, stark vergilbt Mitte September (Schattenblätter verfärben sich erst ab 9. 10.), starker Laubfall setzte am 13. 10. ein, Bäume kahl am 20. 10., erster Frost (− 0,7 °C) am 5. 11.

Der Kompensationspunkt blieb während der ganzen Vegetationszeit konstant. Er betrug bei Sonnenblättern 3000–4000 Lux, bei Schattenblättern 400–500 Lux. Bei teilweisem Stomataschluß zur Regulierung des Wasserhaushalts nimmt die Transpiration stärker ab als die CO_2-

Assimilation. Das Temperaturoptimum liegt bei Sonnen- und Schattenblättern im gleichen Bereich. Obgleich die Schattenblätter viel weniger Licht erhalten, weist die CO_2-Assimilation pro g TG kaum Unterschiede auf, während sie pro Blattfläche oder pro g Chlorophyll bei den Schattenblättern kaum halb so groß ist wie bei den Sonnenblättern.

Einen vollständigen Tagesgang des CO_2- und H_2O-Gaswechsels an einem Frühlingstag (7.5.) zeigt Abb. 1.6.10, wobei die Stomata der jungen Sonnenblätter sehr empfindlich auf Wasseranspannung reagieren. Das Verhalten an einem klaren Sommertag (13. 7.) zeigt die Abb. 1.6.11 und an einem bewölkten, kalten Tag die

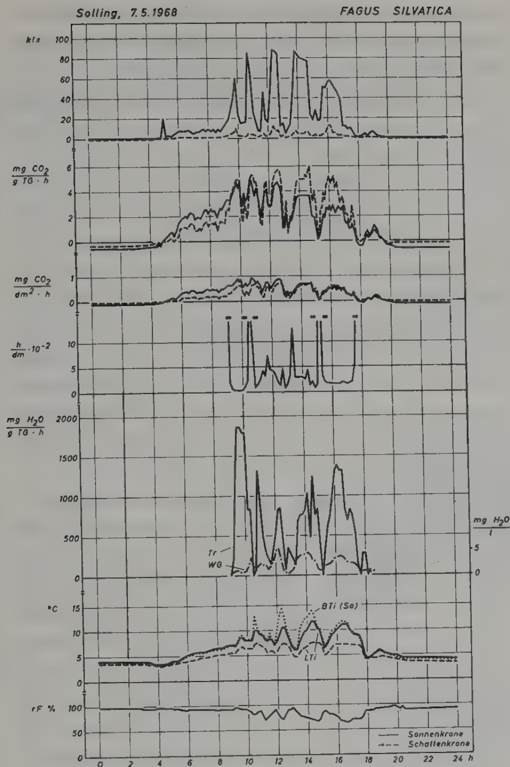


Abb. 1.6.10: Tagesgang des CO_2- und H_2O-Gaswechsels und der klimatischen Faktoren für die Sonnen- (So) und Schattenblätter (Sch) der Buche am 7. 5. 1968. Die Diagramme zeigen von oben nach unten: 1 Licht (KLux), 2 Nettoassimilation bezogen auf Trockengewicht (mgCO_2/gTG · h), 3 bezogen auf Oberfläche (mgCO_2/dm^2 · h), 4 Diffusionswiderstand (h/dm · 10^{-2}), 5 Transpiration bezogen auf Trockengewicht (mgH_2O/gTG · h) und Wasserdampfgradient (mgH_2O/l), 6 Lufttemperatur in der Kammer (LTi) und Blattemperatur (BTi) (° C), 7 relative Luftfeuchte (%rF). Durchgezogene Kurve: Sonnenkrone; gestrichelte Kurve: Schattenkrone.

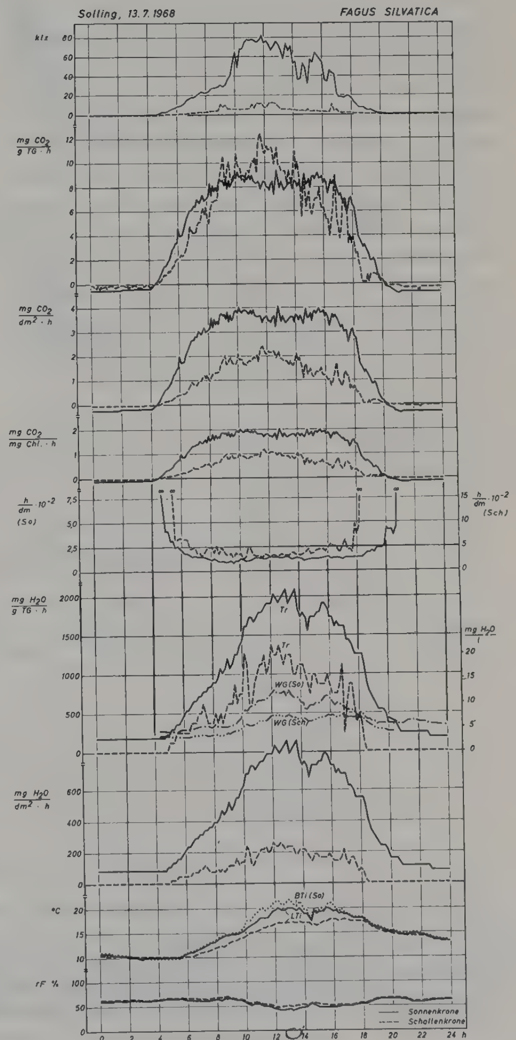


Abb. 1.6.11: Tagesgang des CO_2- und H_2O-Gaswechsels und der klimatischen Faktoren für Sonnen- (So) und Schattenblätter (Sch) der Buche am 13. 7. 1968. Die Diagramme zeigen von oben nach unten: 1 Licht (KLux), 2 Nettoassimilation bezogen auf Trockengewicht (mgCO_2/gTG · h), 3 bezogen auf Oberfläche (mgCO_2/dm^2 · h), 4 bezogen auf Chlorophyllgehalt (mCO_2/mgChl · h), 5 Diffusionswiderstand (h/dm · 10^{-2}), 6 Transpiration bezogen auf Trockengewicht (mgH_2O/gTG · h) und Wasserdampfgradient (mgH_2O/l), 7 Transpiration bezogen auf Oberfläche (mgH_2O/dm^2 · h), 8 Lufttemperatur in der Kammer (LTi) und Blattemperatur (BTi) (° C), 9 relative Luftfeuchte (%rF). Durchgezogene Kurven: Sonnenkrone; gestrichelte Kurven: Schattenkrone.

Abb. 1.6.12. Die höchste Tagesbilanzausbeute hatten die Sonnenblätter an einem leicht bewölkten, mäßig trockenen Julitag mit 122,2 mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ (TG), während für die Schattenblätter der etwas hellere Tag günstiger war. Bei sehr dunkler Bewölkung kann die Photosynthese fast Null werden und bei Schattenblättern sogar etwas unter den Nullwert sinken.

Im Frühjahr vor dem Laubausbruch ist nur eine Atmung der Knospen meßbar, kurz vor

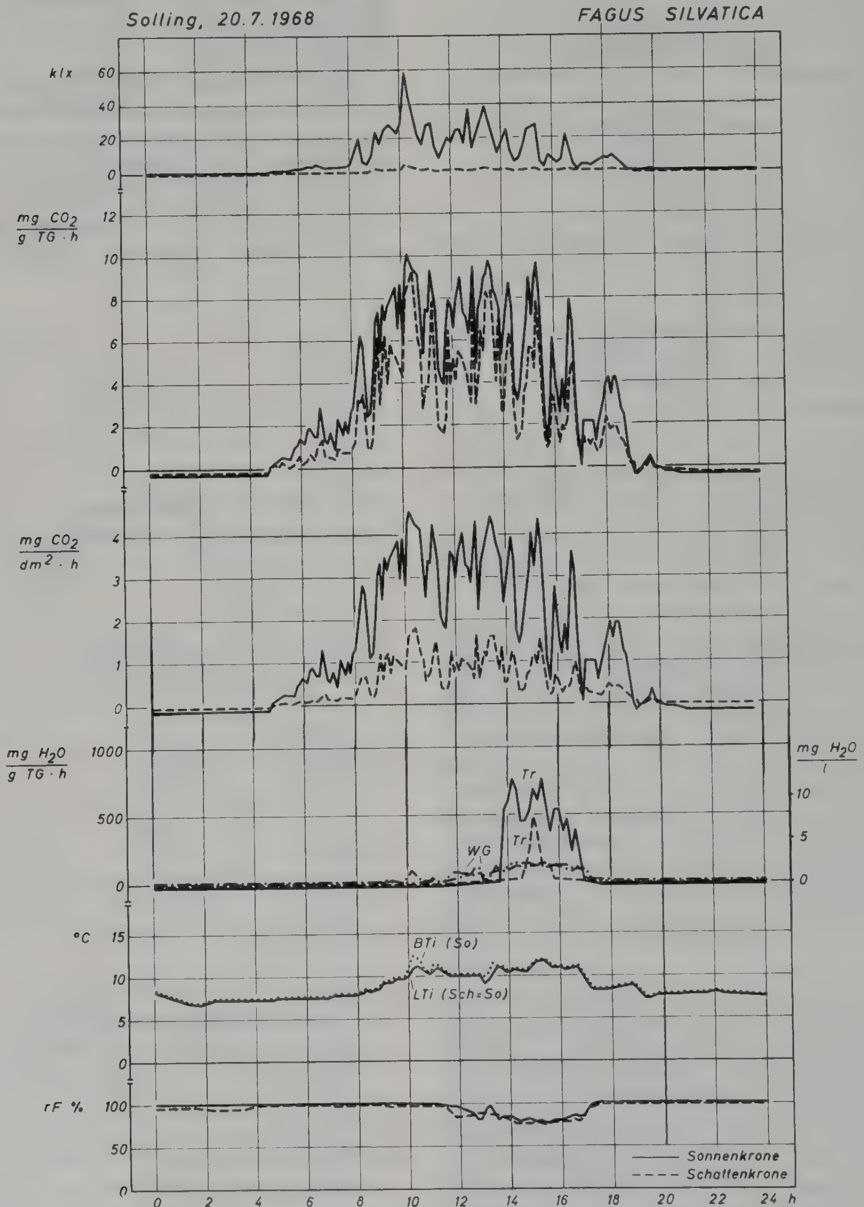


Abb. 1.6.12: Tagesgang des CO_2- und H_2O-Gaswechsels und der klimatischen Faktoren für die Sonnen- (So) und Schattenblätter (Sch) der Buche am 20. 7. 1968. Die Diagramme zeigen von oben nach unten: 1 Licht (KLux), 2 Nettoassimilation bezogen auf Trockengewicht ($mgCO_2/gTG \cdot h$), 3 bezogen auf Oberfläche ($mgCO_2/dm^2 \cdot h$), 4 Transpiration bezogen auf Trockengewicht ($mgH_2O/gTG \cdot h$) und Wasserdampfgradient (mgH_2O/l), 5 Lufttemperatur in der Kammer (LTi) und Blattemperatur (BTi) (°C), 6 relative Luftfeuchte (%rF). Durchgezogene Kurve: Sonnenkrone; gestrichelte Kurve: Schattenkrone.

dem Austrieb nimmt die Atmung stark zu, aber nach der Entfaltung wird die CO_2-Bilanz positiv. Die CO_2-Assimilation erreicht ihr Maximum bei Sonnenblättern Ende Juli, bei Schattenblättern erst Ende August.

Letztere entwickeln sich langsamer, aber sie altern erst später und die CO_2-Assimilation sinkt nicht so früh ab (Abb. 1.6.13).

Im Jahresdurchschnitt assimilieren die Sonnenblätter 53 mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ TG pro Tag und die Schattenblätter mit 49,9 mg CO_2 kaum weniger. Dabei transpirieren die Sonnenblätter pro Blattfläche im Jahr 500 g $H_2O \cdot dm^{-2}$, die Schattenblätter nur etwa ⅓ davon, so daß der Quotient Assimilation / Transpiration bei den Schattenblättern fast 1,5 mal günstigere Verhältnisse aufweist.

Der Netto-Assimilationsgewinn der Sonnen- und Schattenblätter vom Blattaustrieb bis zum Blattfall betrug 1968: 8541,5 mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ TG oder umgerechnet 2,6 g C g^{-1} TG. Bei einer Blattmasse des Bestandes von ca. 3,3 t TG $\cdot ha^{-1}$ erhält man einen Reingewinn der Blätter von 8,6 t C $\cdot ha^{-1}$. Man kann somit folgende Stoffbilanz des Buchenbestandes im Jahre 1968 (vgl. Tab. 1.24) aufstellen.

In sonnigen und wärmeren Jahren sind die Lichtverhältnisse günstiger, aber die Wasserversorgung ungünstiger, so daß die Stoffbilanz ähnlich sein dürfte wie im regenreichen Jahr 1968.

Tab. 1.24: Stoffbilanz des Buchenbestands im Solling 1968 (nach SCHULZE 1970)

	t C · ha^{-1}	%
Netto-Assimilation	8,6	100
minus Nachtatmung der Blätter	−1,3	−15
minus Atmung der Knospen	−0,4	− 5
Reingewinn der oberirdischen Teile	6,9	80
minus Blatt- und Zweigverlust	−1,9	−22
minus Holzzuwachs	−2,1	−24

Für Wurzelzuwachs und -verlust verbleiben ca. 4% und damit für Atmung von Stamm und Wurzeln ca. 30%)

Durch die Transpiration verloren die Sonnenblätter der Buchen während der Vegetationszeit pro dm² Blattfläche 504,6 g Wasser gegenüber 146,5 g Wasser bei Schattenblättern, also etwa 3 mal mehr, d. h. die Wasserökonomie der Schattenblätter ist günstiger. An trockenen Tagen tritt bei den Sonnenblättern sehr bald ein Verschluß der Stomata ein, während die Schattenblätter wenig davon betroffen werden. Die höchste CO_2-Tagesbilanz wurde an einem leicht wolkigen Tag bei den Sonnenblättern mit 122,2 mg $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ gemessen. Daraus folgt, daß heiße Sommer für die Stoffproduktion der

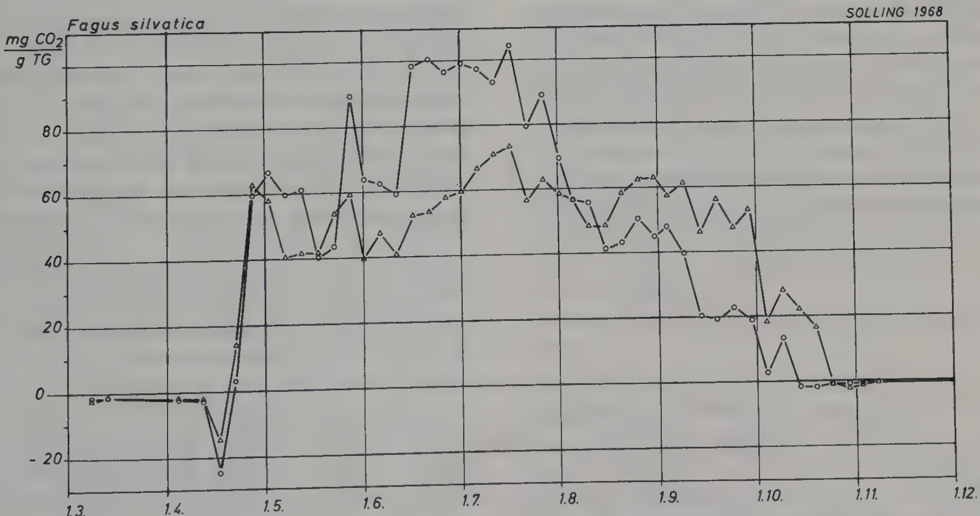


Abb. 1.6.13: Tagesbilanz der Netto-Assimilation unter natürlichen Verhältnissen (Mittelwerte über 5 Tage jeweils von Sonnenaufgang bis -untergang) im Jahreslauf für Sonnenblätter (○——○) und Schattenblätter (△——△) bezogen auf Trockengewicht. Abszisse = Datum, Ordinate = CO_2-Gaswechsel (nach SCHULZE 1970).

Buche ungünstig sind. Eine feucht-kühle Witterung ist günstiger, was die Verbreitung der Buche im leicht ozeanischen Klima und in der montanen Stufe der Gebirge oder in der hochmontanen Stufe der mediterranen Gebirge mit einer Wolkenstufe (Pyrenäen, Appenin, Ätna, N-Griechenland) erklärt.

Die CO_2-Assimilation des Buchenwaldes wurde mit der eines unmittelbar benachbarten Fichtenforstes verglichen (SCHULZE et al. 1977). Folgendes konnte festgestellt werden:

1. Die Fichte ist immergrün und daher die Vegetationszeit länger. Aber das bedeutet für die Fichte nur einen Gewinn von 9%, da die Verlängerung in der kalten Jahreszeit erfolgt.
2. Da die Fichtennadeln des laufenden Jahres im Mittel bedeutend effektiver CO_2 assimilieren als die 3jährigen oder noch älteren, jedoch weniger als die 1- bis 2jährigen, würde die assimilierte CO_2-Menge sich um 14% erhöhen, wenn alle Nadeln nur dem laufenden Jahrgang angehörten, wie es bei den Laubblättern der Fall ist.
3. Wenn der Fichte nur dieselbe Blattmasse zur Verfügung stände wie der Buche, dann wäre die assimilierte CO_2-Menge um 67% geringer.
4. Die jährliche CO_2-Assimilation ist in Wirklichkeit höher als die der Buche, weil die Nadeln im Mittel 5 Jahre alt werden und im Mittel 2–3 mal mehr CO_2 assimilieren als die Buchenblätter in einem Jahr.

Darauf beruht der wirtschaftliche Vorteil der forstlich geförderten Verfichtung Mitteleuropas. Doch hat das Fichtensterben gezeigt, daß der Fichtenanbau in Mitteleuropa ein Risiko ist. Das Klima ist kein Fichtenklima, trockene Sommer schwächen sie, vielleicht auch milde Winter. Die Immissionen bewirken den Rest.

Die Berechnung der Netto-Primärproduktion bei der Buche wurde von SCHULZE auf Grund der Jahresausbeute der Netto-Photosynthese berechnet, wobei die Jahresatmungsverluste der nicht grünen Organe nicht bestimmt wurden.

MOLCHANOV (1983) unternahm in Osteuropa den Versuch, diese Methode mit der direkten Bestimmung der Trockensubstanzzunahme im Laufe eines Jahres zu vergleichen. Wir gehen deshalb auf seine Untersuchungen anschließend ein, obgleich sie an Kiefern- und Birkenbeständen in der südlichen Taiga-Zone Osteuropas bei Jaroslawl durchgeführt wurden.

Die künstlichen Kiefernbestände wuchsen auf einer Wolgaterrasse mit gut dränierten anlehmigen Böden. Die Bäume standen in Reihen und in 2 m Abständen. Der Birkenbestand (*Betula pendula* ROTH) war auf einem Kiefernwald-Kahlschlag (Pinetum oxalido-myrtillosum) auf natürliche Weise aufgewachsen. Das Klima in diesem Gebiet ist gemäßigt kontinental mit kaltem Winter. Die Tagesmittel überschreiten 0 °C im Mittel am 4. April; die Birke schlägt am 9. Mai aus. Die ersten Frühfröste setzen im Mittel am 20. September ein. Die Schneebedeckung beginnt am 20. November. Der Jahresniederschlag des humiden Klimas ist 700–800 mm.

Die vorherrschenden Böden sind Rohhumuspodzole. Untersucht wurde die CO_2-Assimilation (Photosynthese) der Blattorgane von der gesamten Krone der Kiefer und Birke während der ganzen Vegetationszeit. Die Krone der Kiefer hat eine geringere Tiefe (5 m) als die der Birke (12 m). Trotzdem ist der Blattflächenindex (BFI) und die Absorption der PhAR (photosynthetisch wirksamen Strahlung) in beiden Fällen annähernd gleich (vgl. Abb. 1.6.14).

Der obere Teil der Krone von der Kiefer absorbiert die Strahlung stärker als der von der Birke (70%, bzw. 52%), während das untere Drittel der Kieferkrone nur 7% absorbiert, gegenüber 15% der Birkenkrone. Folglich wird die CO_2-Assimilation bei der Kiefer im oberen Teil

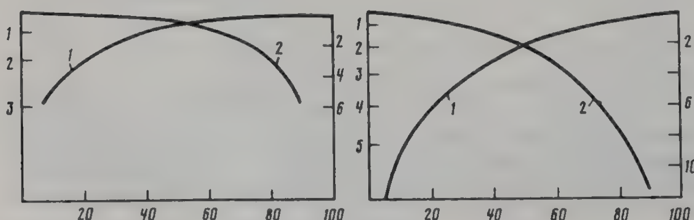


Abb. 1.6.14: Durchlässigkeit (1) und Absorption der PhAR (2) durch die Krone der Kiefer (links) und der Birke (rechts) in den entsprechenden Beständen in Abhängigkeit jeweils vom Blattflächenindex (bzw. bei der Kiefer von der effektiven Oberfläche der Nadeln) und der Kronentiefe in m (jeweils an Ordinate rechts; links – Meßpunkte). Abszisse = Durchlässigkeit, bzw. Absorption in % (nach MOLCHANOV 1983).

der Krone größer sein als im unteren (anders als bei der Birke). Der Blattflächenindex vergrößert sich bei der Birke mit dem Wachstum der Blätter im Einklang mit der jahreszeitlichen Zunahme der PhAR und verringert sich zum Herbst mit dem ersten Vergilben der Blätter. Infolgedessen bleibt bei der Birke während der ganzen Vegetationszeit die PhAR-Absorption gleich. Bei der Kiefer dagegen wachsen die jungen Nadeln langsam in der zweiten Hälfte des Sommers heran, bei schon abnehmendem Sonnenstand und Tageslänge, so daß sich die Lichtverhältnisse im unteren Teil der Krone im Laufe der Vegetationszeit verschlechtern. Vergleicht man die CO_2-Assimilation bei der Kiefer und Birke, so ist der Tagesgang der Photosynthese sehr ähnlich. Bei beiden Arten verhalten sich die Blattorgane im oberen Teil der Krone wie Sonnenblätter und die der unteren wie Schattenblätter. Der Jahresgang der Photosynthese ist dagegen bei beiden Arten sehr unterschiedlich. Bei der Kiefer erreicht die Tagesintensität der Photosynthese schon Mitte April 60% der maximalen im Sommer, bei der Birke wird diese Höhe erst Mitte bis Ende Mai erreicht. Im Herbst hält die Photosynthese bei der Kiefer bis etwa Dezember an, bei der Birke nur bis Mitte Oktober, aber diese CO_2-Assimilation der Kiefer ist infolge der kurzen Tage und der schwachen Spätherbst-Beleuchtung an meist bewölkten Tagen nur gering. Z. B. beträgt die Tagesausbeute der CO_2-Assimilation bei der Kiefer im Sommer 25 mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ FG $\cdot d^{-1}$, während sie Mitte Oktober bei den einjährigen Nadeln nur 9 mg und bei 2-jährigen nur 3 mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ FG $\cdot d^{-1}$ erreicht. Berechnet man die CO_2-Assimilation auf das gesamte Frischgewicht der Blattorgane, so erhält man für die Birke 12 mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ FG $\cdot h^{-1}$, während der Stundenwert bei der Kiefer nur 2,5 mg beträgt. Wird dagegen die Berechnung der CO_2-Assimilation bei der Kiefer pro Fläche des Längsschnitts der Nadel, die ⅓ der gesamten Nadeloberfläche gleichkommt, und bei der Birke pro Blattflächenoberseite vorgenommen, so ist sie pro Stunde bei der Kiefer 17,5 mg und bei der Birke 15,5 mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$, also fast gleich.

Was den Ausnutzungskoeffizienten der PhAR anbelangt, so nutzen am Standort bei der Kiefer die Sonnennadeln die Strahlung besser aus, bei der Birke dagegen die Schattenblätter. Die jahreszeitlichen Schwankungen der CO_2-Assimilation in $kg \cdot ha^{-1}$ pro Monat geben für das Jahr 1975 zwei große Tabellen in der russischen Originalarbeit wieder. Wir beschränken uns darauf, nur die Endergebnisse für das gesamte Jahr wiederzugeben, wobei die Zahlen über dem Strich die Berechnungen auf die Gesamtstrahlungsenergie bezogen angeben, die unter dem Strich auf die photosynthetische wirksame Strahlung (PhAR).

Danach betrug die gesamte im Laufe eines Jahres durch die Blätter absorbierte CO_2-Menge, also die Netto-Assimilation:

für die Kiefer $\frac{38,5}{29,0}$ $tCO_2 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

für die Birke $\frac{63,5}{55,4}$ $tCO_2 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Um die Primärproduktion zu berechnen, muß man die Atmungsverluste der Blattorgane nachts und die Gesamtatmung der nicht grünen Teile während der Vegetationszeit abziehen.

Die Nachtatmung der Blattorgane für die Vegetationszeit beträgt:
Kiefer 2,95 $tCO_2 \cdot ha^{-1}$
Birke 4,40 $tCO_2 \cdot ha^{-1}$

Die Atmungsverluste aller nicht grünen Pflanzenteile (auch der Wurzeln) wurden auf Grund von Literaturangaben mit 60% der Netto-Photosynthese angenommen. Das wären:

Kiefer $\frac{21,4}{15,6}$ $tCO_2 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Birke $\frac{35,4}{30,6}$ $tCO_2 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Zieht man von der Netto-Assimilation die Atmungsverluste der Blätter nachts und die der nicht grünen Pflanzenteile ab, so verbleiben an absorbiertem CO_2:

Kiefer $\frac{14,2}{10,4}$ $tCO_2 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Birke $\frac{23,6}{20,4}$ $tCO_2 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Um nun von der absorbierten CO_2-Menge zu der Produktion an Zellulose zu kommen, wurden die erhaltenen Zahlen mit 0,647 multipliziert. Dabei erhielt man folgende Werte als Mittel aller Untersuchungsjahre:

Netto-Produktion an absoluter Trockensubstanz:

Kiefer $\frac{9,2}{6,7}$ $t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Birke $\frac{15,9}{13,2}$ $t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Diese Werte können wir mit denen vergleichen, die man durch direkte Bestimmung der jährlichen Trockensubstanzbildung, also der ober- und unterirdischen Netto-Produktion erhalten hatte. Diese betrug:

Kiefer 7,5 $t \cdot ha^{-1} a^{-1}$
Birke 13,5 $t \cdot ha^{-1} a^{-1}$

Auf Grund dieser erhaltenen Werte kann folgende Schlußfolgerung gezogen werden:

Die Zahlen der CO_2-Assimilationsversuche und die der direkten Trockensubstanzbestimmungen stimmen gut überein, wenn man die Werte unter dem Strich berücksichtigt (Kiefer 6,7 bzw. 7,5, Birke 13,2 bzw. 13,5).

Die Methode der direkten Trockensubstanzbestimmung ist weniger aufwendig wie die der CO_2-Assimilationsbestimmung und dazu mit geringeren Fehlerquellen behaftet. Die Hauptfehlerquelle ist bei der CO_2-Assimilationsmethode die sehr unsichere Schätzung der Atmungsverluste der nicht grünen Organe im Laufe eines ganzen Jahres.

Das Verhältnis der Produktion von Birke zu der der Kiefer ist über dem Strich 15,9 : 9,2 = 1,66 oder unter dem Strich 13,2 : 6,7 = 1,97, Mittel = 1,81 bei der CO_2-Assimilationsmethode und 13,5 : 7,5 = 1,8 bei der Trockengewichtsbestimmung, also in beiden Fällen gleich!

Die Birke produziert fast das doppelte, aber das Kiefernholz liefert wertvolleres Nutzholz. Dagegen liefert die Birke für das Landvolk im Osten ideales Brennholz, zumal man zum Anfeuern die im frischen Zustand leicht entzündbare Ringelborke benutzen kann.

1.6.4 Ökophysiologie der Krautschicht

Im Gegensatz zu den Baumarten der oberen Baumschicht ist die Strauchschicht und insbesondere die Krautschicht am Waldboden nicht dem Großklima ausgesetzt, sondern dem Mikroklima unter den Kronen der Bäume (Strauchschicht), bzw. über dem Waldboden (Krautschicht). Vor allem ändern sich unter den Bäumen die Beleuchtungsstärke, aber auch die Temperaturverhältnisse; diese sind viel ausgeglichener, die Luftbewegung ist geringer, wodurch es zu einer Wasserdampfanreicherung als Folge der Evapotranspiration kommt, so daß dauernd eine relativ hohe Luftfeuchtigkeit herrscht. Von besonderer Bedeutung für das Mikroklima ist der Grad des Kronenschlusses. Davon hängt es ab, ob direktes Sonnenlicht auf den Boden fällt und «Lichtflecke» erzeugt, die mit dem Sonnenstande ständig ihre Lage am Waldboden ändern und an der betreffenden Stelle einen plötzlichen kurzen Anstieg der Beleuchtung erzeugen. Diesen ständigen Wechsel der Beleuchtung an einem nachmittags stärker bewölkten Tag, sowohl im Freien als auch am Waldboden zeigt Abb. 1.6.15. Wiesner (1907) hat bereits systematisch den «Lichtgenuß» der einzelnen Arten im Walde untersucht und festgestellt, daß die einen bei vollem Tageslicht wachsen können, aber auch an beschatteten Stellen im Wald vorkommen, während andere nur im Waldschatten zu finden sind. Für diese Schattenarten bestimmte er das Lichtgenußmaximum L_{max} und das Lichtgenußminimum L_{min}, wobei man unter Lichtgenuß die Beleuchtung am Standort in % des vollen Tageslichts versteht. Als Beispiel bringen wir die Spanne zwischen L_{max} und L_{min} für einige verbreitete Arten (vgl. Tab. 1.25).

Im sterilen Zustand findet man die beiden letzten Arten noch bei nur 3%. Solche relativen

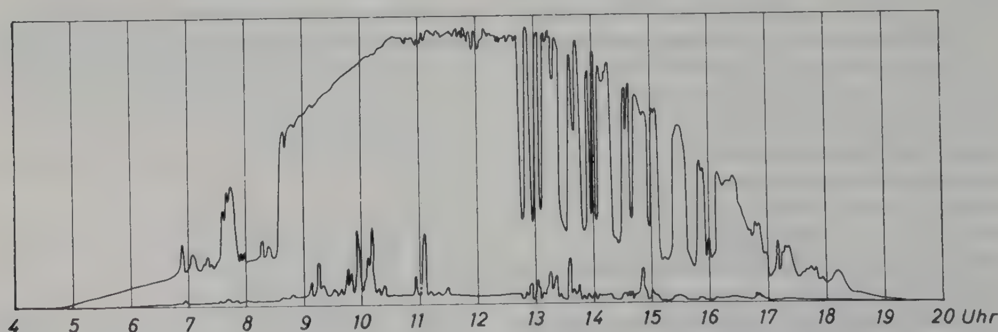


Abb. 1.6.15: Lichtmessungen mit einem selbstregistierenden Luxmeter an einem vormittags sonnigen Tag und mit wechselnder Bewölkung nachmittags (11. Mai 1959) in Hohenheim (nach Lieth). Obere Kurve freistehende Meßzelle, unten im Waldschatten mit einem mittleren Lichtgenuß von 6%. Die zahlreichen Lichtflecken am Waldboden treten als spitze Maxima hervor. Gesamthöhe der Ordinate 100 000 Lux.

Tab. 1.25: Lichtgenußamplitude

Corydalis cava	50–25%	*Alliaria officinalis*	33–9%
Anemone nemorosa	40–20%	*Geranium robertianum*	74–4%
Lamium maculatum	67–12%	*Cynanchicum vincetoxicum*	67–64,5%
Lathyrus (Orobus) vernus	33–20%	*Prenanthes purpurea*	10–5%

Angaben *gelten nur für ein bestimmtes Klimagebiet, eine bestimmte Florenregion und bestimmte Biotope.*

Es fragt sich nun, weshalb diese Waldpflanzen nur im Schatten vorkommen. Die Ursachen können verschiedener Art sein. Viele Arten sind sehr hygrophil; sie verlangen einen stets feuchten Boden oder vertragen keine hohen Sättigungsdefizite der Luft. Die dem vollen Tageslicht ausgesetzten Standorte sind für sie zu trokken, z. B. welkt *Impatiens noli-me-tangere* selbst auf feuchtem Waldboden schon, wenn sie nur vorübergehend von Sonnenstrahlen getroffen wird. Im feuchten Gebirgsklima kann jedoch sowohl *Corydalis cava* als auch *Anemone nemorosa* an unbeschatteten Standorten wachsen. Für *Hyacinthoides (Scilla, Endymion) nonscripta* konnte in England gezeigt werden, daß sie ihr Wachstumsoptimum beim vollen Tageslicht hat; wenn sie trotzdem nur im Schatten der Wälder vorkommt, dann ist das Fehlen der Konkurrenz von Wiesengräsern dafür maßgebend. Auf mit Adlerfarn *(Pteridium aquilinum)* bestandenen Lichtungen kann sie sich halten, weil sie sich vor dem Adlerfarn entwickelt und dieser andererseits die Wiesengräser nicht aufkommen läßt (BLACKMAN 1950).

Das L_{min} dagegen ist eine Hungergrenze. Die Pflanzen können steril noch bei geringerem Lichtgenuß vorkommen, weil die Fortpflanzungsorgane zu ihrem Aufbau größere Assimilationsüberschüsse benötigen und zudem noch stark atmen.

L_{min} scheint um so tiefer zu liegen, je günstiger alle anderen Bedingungen für das Wachstum sind. Es erhöht sich deshalb bei tieferen Temperaturen.

Während man *Corydalis cava* bei Wien noch bei L_{min} 25% finden kann, beträgt im Gebirge L_{min} 80% (für *Anemone* 77%). L_{min} ist auch auf armen sauren Böden höher als auf nährstoffreichen (Abb. 1.6.16). Der «tote Waldschatten», in dem keine autotrophe Höhere Pflanze zu gedeihen vermag, wohl aber heterotrophe, wie *Neottia* oder Pilze, liegt bei uns etwa bei 2% des vollen Tageslichts oder etwas tiefer. Mit weniger Licht kommen die Farne aus, deren Achsenorgane schwach ausgebildet sind und die nur Sporen erzeugen. *Asplenium trichomanes* wächst in Höhlen noch bei L_{min} = 1%, Moose und Algen, die nur grüne assimilierende Zellen besitzen, kommen noch bei weniger als 0,1% des Tageslichtes vor (Bd. 1, p. 154).

Für den Ausgleich der Stoffbilanz der Pflanze in tiefem Schatten spielt oft die Tatsache eine Rolle, daß sie an sonnigen Tagen von Lichtflekken getroffen werden, wodurch vorübergehend eine intensive Photosynthese ermöglicht wird. Die Schattenpflanzen orientieren ihre Blätter immer senkrecht zum Licht. Das läßt sich gut unweit vom Waldrand beobachten, wenn das Licht von der Seite einfällt. Daß auch die Produktion der Pflanzenbestände am Waldboden linear mit der Lichtintensität ansteigt, zeigt die Abb. 1.6.17. Die Bestimmung des Lichtgenusses läßt sich an Tagen mit gleichmäßig bedecktem Himmel leicht durchführen, an klaren Tagen dagegen ist das infolge der vielen Lichtflekke am Boden sehr schwierig (Abb. 1.6.15). Außerdem hängt der Lichtgenuß am Boden vom Sonnenstand ab, ist somit vor- und nachmittags anders als um die Mittagszeit und im Frühling wiederum anders als im Hochsommer bei hohem Sonnenstand. Für die Photosynthese der

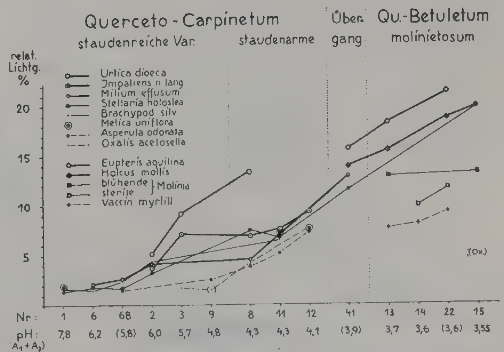


Abb. 1.6.16: Abhängigkeit des Lichtgenußminimums (L_{min}) vom pH-Wert des Bodens. Mit der Zunahme der Bodenazidität, die zugleich eine größere Nährstoff-Armut anzeigt, steigt der Lichtanspruch ein und derselben Pflanzenart (nach ELLENBERG 1982).

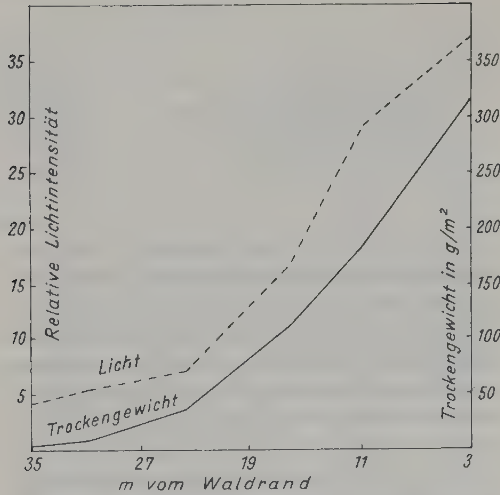


Abb. 1.6.17: Zunahme der Stoffproduktion der Bodenflora im Walde mit zunehmendem Lichtgenuß bei Annäherung an den Waldrand. Mittelkurven von 2 Probequadrat-Serien aus einem Fichtenwald (berechnet nach Zahlenangaben von Daxer 1934), Bodenvegetation: vorwiegend *Oxalis acetosella, Senecio fuchsii* und *Geranium robertianum.*

Pflanze am Waldboden ist natürlich *nicht der Lichtgenuß maßgebend, sondern die absolute Beleuchtungsstärke,* die von Tag zu Tag großen Schwankungen unterworfen ist. Aus diesem Grunde hat Anderson (1964) bei ihren Studien über das Lichtklima in einem Laubwaldbestand bei Cambridge (England) 3 Jahre hindurch die Tageslichtsumme an drei verschiedenen Waldstandorten gemessen (Abb. 1.6.18).

1. In einem geschlossenen Bestand,
2. auf einer kleinen Lichtung und
3. auf einer großen Lichtung von 20 m im Durchmesser.

Dabei wurde der Anteil der direkten und der diffusen Strahlung getrennt bestimmt. Die Lichtverhältnisse im englischen Klimagebiet mit stark wechselnder Bewölkung sind sehr schwankend. Innerhalb einer Woche können die Tageslichtsummen um das 5fache differieren. Ein anschaulicheres Bild erhält man, wenn man die monatlichen Lichtsummen in den 3 Jahren 1961–1963 miteinander vergleicht. Wir sehen dann, daß am offenen Standort die Kurven symmetrisch verlaufen mit einem Maximum im Juni bis Juli. Dagegen verschiebt sich im Laubwald das Maximum um so mehr gegen April, je geschlossener das Kronendach ist. Berechnet man die monatlichen Lichtsummen in Prozent der Jahressumme am entsprechenden Standort, dann erkennt man, wie gering die Beleuchtungsstärke im Bestand nach der Belaubung und vor dem Laubfall ist (Abb. 1.6.19).

Die hinsichtlich der Lichtverhältnisse relativ günstige Zeit vor der Belaubung der Bäume gibt den Frühlingsgeophyten oder Ephemeroiden die Möglichkeit, ihre Entwicklung abzuschließen, bevor andere Arten als Konkurrenten auftreten (Bd. 1, p. 54, 59). Diese Frühlingsgeophyten haben unterirdische Speicherorgane (Rhizome, Zwiebeln, Knollen), die in geringer Tiefe gleich unter der lockeren Streu liegen. Die Streuschicht, die eine geringe Wärmekapazität besitzt, erwärmt sich im Frühjahr, wenn die Strahlung wenig geschwächt die Bodenoberflä-

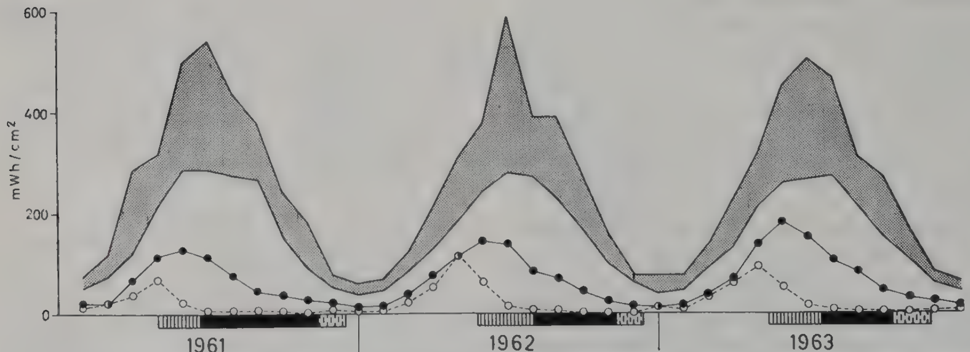


Abb. 1.6.18: Monatsmittel der Strahlung bei Cambridge (England) an einem offenen Standort (obere Kurve = Gesamtstrahlung, punktierte Fläche = direkte Sonnenstrahlung, untere Kurve = diffuse Strahlung) und im Laubwald (●–●–● auf einer großen Lichtung, ○–○–○ im dichten Bestand). Unterer Streifen: schraffiert = Laubentfaltung, schwarz = volle Belaubung, gestrichelt = Laubfall (nach Anderson 1964, verändert).

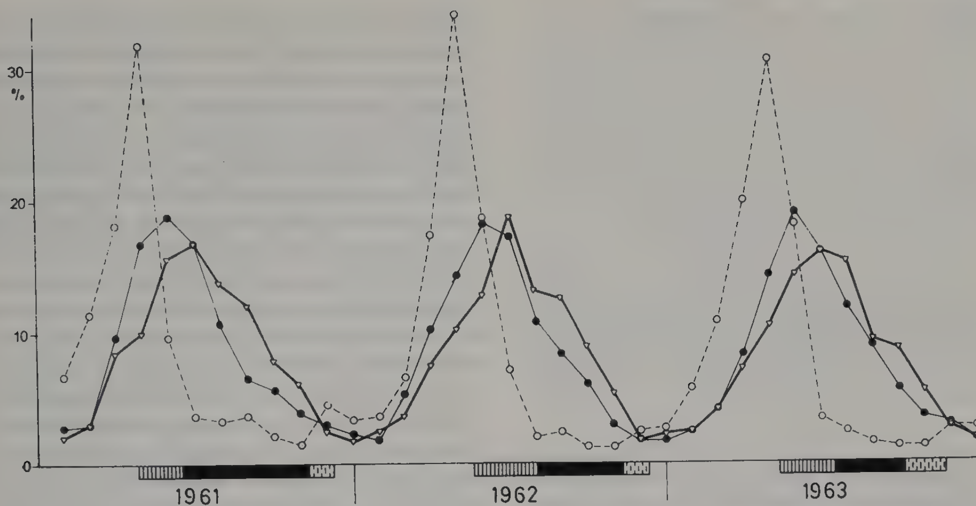


Abb. 1.6.19: Monatliche Strahlungssummen in % der Jahressumme an dem gleichen Standort (derselbe Versuch wie auf Abb. 1.6.18). ▽–▽–▽ am offenen Standort, ●–●–● auf großer Lichtung, ○–○–○ im Bestand mit einem Maximum kurz vor der Belaubung (nach ANDERSON 1964, verändert).

che erreicht, sehr rasch (Bd. 1, p. 125). Schon im April können Temperaturen von 25–30 °C gemessen werden, so daß die flachwurzelnden Geophyten (*Ranunculus ficaria, Scilla bifolia, Corydalis, Anemone* u. a.) rasch austreiben, blühen und ihre Blattorgane ausbilden. Die Bäume wurzeln in tieferen Schichten, die sich langsamer erwärmen; ihre Belaubung wird dadurch verzögert.

GALAUX (1966) unterscheidet in einem belgischen Eichenwald 10 Phänophasen und zeigt, wie die Stoffproduktion in der Gesellschaft im Frühling und Frühsommer sich immer mehr von der Bodenschicht zur Kronenschicht verlagert, was mit der Strahlungsabsorptionsschicht und den Temperaturverhältnissen zusammenhängt.

Wie sich die Stoffproduktion bei Frühlingsgeophyten gestaltet, hat KOJIC (1964, 1966) am Beispiel von *Leucojum vernum, Galanthus nivalis* und *Allium ursinum* gezeigt. Von diesen Arten bildeten die beiden ersten ihre oberirdischen Organe im Botanischen Garten Hohenheim zwischen dem 19. März und dem 12. April bzw. 24. Mai aus. Die Blattfläche war bereits am 14. April voll entwickelt. Sie wurde mit dem Planimeter bestimmt. Die erzeugte Trockensubstanz erhielt man, indem man von dem endgültigen Trockengewicht dasjenige der Zwiebel vor dem Austreiben abzog. Die während der Entwicklung 5- bzw. 6mal entnommenen Proben erlaubten auch die Bestimmung der Assimilationsleistung in Gramm-Trockengewicht pro Quadratmeter Blattfläche und pro Tag.

Außerdem wurden die Wasserverluste durch die Transpiration für je 3 Tage fortlaufend bestimmt. Diese Messungen ergaben einen ständigen Anstieg der Transpiration bis zu einem Maximum am 18. April mit fast 2 g pro Pflanze an einem Tag. Dann sanken die Wasserverluste mit dem Vergilben der Blätter wieder ab. Aus der gesamten transpirierten Wassermenge und der gesamten gebildeten Trockensubstanz ließ sich der Transpirationskoeffizient berechnen (Mittelwerte pro Pflanze in Tab. 1.26):

Tab. 1.26: Mittlere Assimilationsleistung und Transpirationskoeffizienten bei 2 Frühlingsgeophyten

	maximale Blattfläche in cm^2	gebildete Trockensubstanz in g	mittlere Assimilationsleistung in $g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$	Transpirationskoeffizient
Leucojum vernum	2,78	0,138	8,0–13,3	87
Galanthus nivalis	1,82	0,062	7,2– 7,8	110

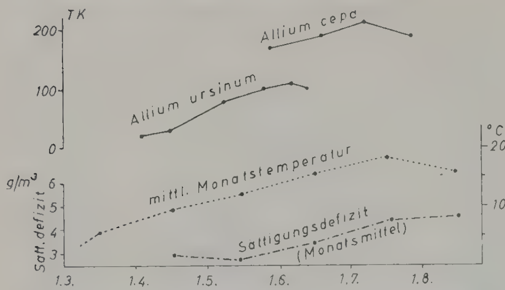


Abb. 1.6.20: Abhängigkeit des Transpirationskoeffizienten bei *Allium ursinum* und *A. cepa* von der Temperatur und dem Sättigungsdefizit (nach Kojic 1964 u. a.).

Die geringe erzeugte Trockensubstanz erscheint zunächst erstaunlich. Man muß aber den sehr hohen Wassergehalt der Pflanzen berücksichtigen. Der Transpirationskoeffizient bei *Allium ursinum* war 103, also das Mittel von allen drei Arten somit genau 100. Es ist der niedrigste bisher bekannte Wert für C_3-Photosynthese-Arten, was man darauf zurückführen könnte, daß die Entwicklung der Pflanzen sich im feuchten und kühlen Frühjahr vollzieht; aber bei *Allium cepa* erreichte er im Sommer auch nur 191, war somit ebenfalls relativ niedrig, so daß es sich vielleicht um eine Eigenschaft dieser Gruppe der schwach transpirierenden Liliales ganz allgemein handelt. Auf Abb. 1.6.20 ist die Änderung des Transpirationskoeffizienten von *Allium ursinum* und zum Vergleich von *A. cepa* in Abhängigkeit von der mittleren Temperatur und dem mittleren Sättigungsdefizit der Luft dargestellt. Die klimatischen Verhältnisse in Hohenheim zeigt Abb. 1.6.21.

Die Entwicklung der Frühjahrsgeophyten in der Zeit vor der Belaubung des Waldes und ihr Vergilben nach voller Ausbildung des Laubes kann den Anschein erwecken, als ob der Abschluß ihrer Entwicklung durch den Lichtmangel erzwungen wird. Das ist keineswegs der Fall; denn bei Kultur unter günstigen Lichtverhältnissen vergilben die Blätter zur selben Zeit oder sogar noch früher. Es handelt sich, wie bei *Ranunculus ficaria* gezeigt wurde, um einen endogenen Entwicklungsrhythmus, der nach der Blüte und dem Auffüllen der Reserveorgane (Wurzelknollen und Bulbillen in den Blattachseln) zum Absterben der übrigen Teile der Pflanzen führt. Diese Speicherorgane befinden sich dann in einem Ruhezustand, der erst im Herbst beendet wird. Die tiefen Temperaturen im Spätherbst und im Winter verhindern zunächst das Austreiben, so daß dieses erst im zeitigen Frühjahr erfolgt. Zugleich konnte aber experimentell bewiesen werden, daß eine vorübergehende Kälteeinwirkung (bei + 2 bis + 4 °C) bereits im Herbst nach Beendigung der Ruhezeit der Knöllchen deren Austreiben beschleunigt (Augstein 1957). Endogene Rhythmik zusammen mit einem Vernalisationseffekt durch tiefe Temperatur bedingen somit die so frühe Entwicklung im noch unbelaubten Laubwald und die Ausfüllung einer vorhandenen ökologischen Lücke im Entwicklungsablauf des Laubwaldbestandes. Da den Frühlingsgeophyten nur eine kurze Vegetationszeit zur Verfügung steht, brauchen sie einen nährstoffreichen Mullboden. Auf sauren Böden fehlen sie.

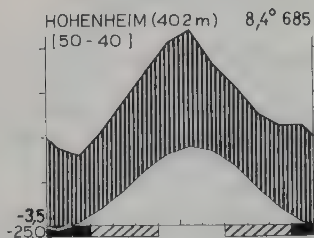


Abb. 1.6.21: Klimadiagramm von Hohenheim bei Stuttgart.

Die Frostresistenz der Frühlingsgeophyten hatten wir bereits besprochen (p. 73).

Für den Unterwuchs am Waldboden spielt auch die Streu der Bäume eine Rolle. Moose fehlen im allgemeinen dem Laubwald, denn sie würden im Herbst von der Blattstreu zugedeckt. Deshalb kommen sie im Laubwald nur an erhöhten Stellen vor, z. B. auf Steinen, an Geländeabsätzen, auf Baumstümpfen oder an der Basis von Baumstämmen, wo sie noch zusätzlich durch das am Stamm abfließende Wasser befeuchtet werden. Die immergrünen Blütenpflanzen wie *Stellaria holostea, Carex* sp., *Luzula* sp. erheben ihre Blätter über die Streuschicht, während Arten mit Blattrosetten nur auf Waldlichtungen vorkommen. Die Streu ist für die mineralische Ernährung der Kräuter von Bedeutung. Vor allem Kalium wird leicht ausgelaugt.

Die anderen Nährstoffelemente werden frei, wenn die Streu oder die sich bildenden Humusstoffe mineralisiert werden. Bei Mullböden erfolgt die Mineralisierung sehr rasch, bei Moderböden langsamer und bei Rohhumusböden, die zugleich sehr saure Bodenreaktion aufweisen, sehr langsam, so daß nur anspruchslose

Kräuter in solchen Wäldern wachsen. Da auch die Baumwurzeln mit ihrer Mykorrhiza die Humusschicht des Bodens oft sehr dicht durchziehen und über ein stärkeres Aufnahmevermögen für Wasser und Nährstoffelemente verfügen, sind die Kräuter der Baumwurzelkonkurrenz ausgesetzt (Bd. 1, p. 116). Das macht sich vor allem bei Eichenwäldern auf armen Gesteinsböden bemerkbar, bei denen im Unterwuchs nur sehr anspruchslose Arten vorkommen, wie *Vaccinium myrtillus, Calluna vulgaris, Avenella flexuosa, Luzula luzuloides, Potentilla sterilis, Teucrium scorodonia* u. a. Sie leiden besonders unter Mangel an Stickstoff, der von den Baumwurzeln aufgenommen wird.

Dem Stickstoff kommt für die Kräuter unter den Nährstoffelementen, die dem Boden entnommen werden, wohl die größte Bedeutung zu, worauf bereits HESSELMAN (1917, 1927) hingewiesen hat. Er wird in Form von Ammonium-Stickstoff (NH_4^+) oder in Form von Nitrat-Stickstoff (NO_3^-) dargeboten. Es kommt jedoch nicht auf die Gesamtmenge des gebundenen Stickstoffs an, auch nicht auf die zu einem bestimmten Zeitpunkt im Boden vorhandene NH_4^+- oder NO_3^--Menge, sondern auf die dauernde Neubildung dieser Verbindungen aus dem meist organisch im Humus und in der Streu gebundenen Stickstoff, also um das *Nachlieferungsvermögen des Bodens*. Die Umwandlung des organischen N in anorganischen, also die Mineralisierung ist ein biologischer Vorgang, der durch die Mikroorganismen im Boden vollzogen wird. Zur Feststellung des potentiellen Nachlieferungsvermögens des Bodens an NH_4^+- oder an NO_3^--Ionen dient der Brutversuch. Dieser wird folgendermaßen durchgeführt:

Repräsentative Bodenproben werden unter Standardbedingungen (gute Befeuchtung und Durchlüftung, günstige Temperatur) im Laboratorium stehen gelassen; nach 3 bzw. 6 Wochen wird die Zunahme an anorganischem Stickstoff durch eine chemische Analyse festgestellt (ZÖTTL 1960). Die erhaltenen Mengen sind nur der Nettobetrag der Nachlieferung, denn ein Teil des mineralisierten Stickstoffs wird sofort wieder von Mikroorganismen zum Aufbau ihrer Körpersubstanz verbraucht und damit wieder in einer für die Wurzeln nicht ausnutzbaren Form festgelegt. Unter ungünstigen Durchlüftungsverhältnissen kann auch ein Teil des Stickstoffes durch Denitrifikation als elementarer Stickstoff verloren gehen. Wie ZÖTTL (1960a) zeigen konnte, besteht eine gute Korrelation zwischen diesem potentiellen Nachlieferungsvermögen und der Aktivität des Bodens, gemessen an der CO_2-Ausscheidung, d. h. Bodenatmung (beides im Brutversuch) einerseits und den Zuwachsleistungen der Kiefern- und Fichtenbestände, denen die Bodenproben entnommen wurden, andererseits. Berechnet man den mineralisierten Stickstoff im Verhältnis zu dem im Humus enthaltenen Gesamtstickstoff, so wurde für die untersuchten Humusformen eine durchschnittliche Mineralisationsquote von 5% pro Jahr erhalten, was einer Jahresanlieferung von mindestens 31 kg · ha^{-1} von NH_4^+-N oder NO_3^--N entspricht. Sät man in die Bodenproben beim Brutversuch Fichtensamen aus und läßt sie am Licht wachsen, so kann man keinen mineralischen N im Boden nachweisen. Ein Vergleich mit der fichtenfreien Probe zeigt dabei, daß etwa ⅔ des nachgelieferten N von den Fichtenpflanzen aufgenommen werden, während das restliche Drittel wohl durch die Rhizosphärenorganismen Verwendung findet. Auf jeden Fall vermögen die Pflanzenwurzeln sich keinen größeren Anteil aus der Bruttomineralisation anzueignen als dem Nettobetrag entspricht.

Für die Beurteilung des Stoffkreislaufes im Ökosystem des Waldes genügt die Kenntnis des potentiellen Nachlieferungsvermögens des Bodens an mineralischem Stickstoff nicht, sondern man muß die tatsächliche Nachlieferung sowohl an NH_4^+-Stickstoff wie auch an NO_3^--Stickstoff kennen (ELLENBERG 1964).

Zu diesem Zweck muß der Brutversuch unter natürlichen Bedingungen durchgeführt werden: Jeweils aus mehreren Einstichen gemischte und durch ein 4 mm-Sieb passierte Proben werden in kleinen Plastikbeuteln alle 3 bis 6 Wochen an die Stelle der entnommenen Proben eingesetzt und zugleich bei einer Parallelprobe die vorhandene NH_4^+- und NO_3^-- N Menge bestimmt. Jeweils nach 6 Wochen werden die Proben dann im Laboratorium analysiert und die neugebildete NH_4- bzw. NO_3-Menge bestimmt. Man erhält auf diese Weise eine Jahreskurve der N-Nachlieferung.

Wir geben hier zwei entsprechende Kurven für eine basenreiche Braunerde unter einem Ahorn-Eschenwald (Aceri-Fraxinetum) und eine podzolige Braunerde mit Rohhumusdecke unter einem Luzulo-Fagetum (Abb. 1.6.22). In beiden Fällen wurde nur der Oberboden untersucht. Im ersten Boden wurde in einem Jahr 0,76 g · l^{-1} (g pro Liter Boden) an NO_3^--N gebildet und nur 0,22 g · l^{-1} an NH_4^+-N (zusammen 0,98 g · l^{-1}). Im zweiten Fall fand keine Nitrifikation statt, da der Boden zu sauer war; es wurde nur NH_4^+-N nachgeliefert und zwar 1,05 g · l^{-1}. In beiden Fällen ist die Nachlieferung in den warmen Sommermonaten am stärksten, im einzelnen wird der Verlauf der Kurve aber stark durch die Bodenfeuchtigkeit beeinflußt.

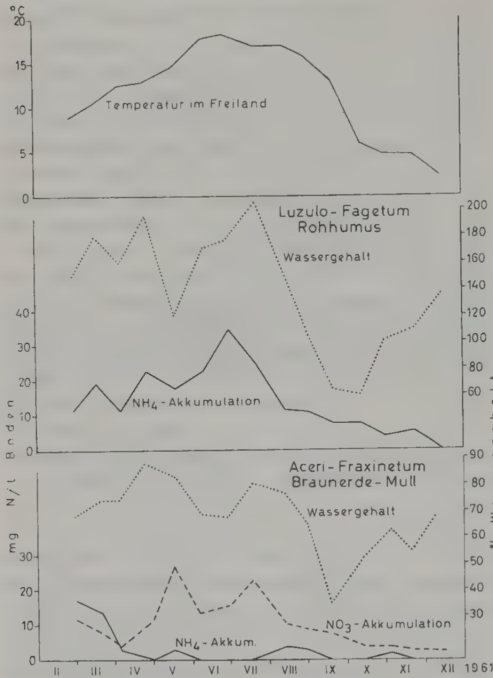


Abb. 1.6.22: Stickstoff-Mineralisierung in verschiedener Bodentiefe im August 1961 bei verschiedenen Bodentypen bei Zürich (nach ELLENBERG 1982). Erläuterung der Kurven beim Aceri-Fraxinetum.

Bemerkenswert ist, daß die gesamte nachgelieferte N-Menge im Rohhumusboden eher größer ist als bei der basenreichen Braunerde. Das gilt jedoch nur für den Oberboden. Untersucht man auch die tieferen Horizonte, so erkennt man, daß bei sauren Rohhumusböden ein rascher Abfall des N-Angebots mit zunehmender Tiefe erfolgt, während es bei dem reichen Boden bis in den Unterboden verhältnismäßig hoch bleibt. Zahlreiche Untersuchungen über die Nachlieferung von Stickstoff in den Pflanzengemeinschaften der mitteleuropäischen Forste führten RUNGE (1965, 1970, 1974), ZARZYCKI (1968) und FROMENT (1970) durch.

Eine besonders starke NO_3^--Stickstoffnachlieferung findet man dort, wo nitrophile Arten wachsen. Ein *Urtica dioica*-Bestand in einem Auenwald bei Hohenheim zeigte eine fünffach höhere Nachlieferung als sonst in Laubwäldern. OVINGTON (1962) versuchte den Stickstoffumsatz eines künstlichen Kiefernforstes im Laubwaldgebiet Mittelenglands zu erfassen. Das Ergebnis zeigt folgende Tabelle 1.27:

Tab. 1.27: Stickstoffumsatz eines 55jährigen Kiefernforstes in Mittelengland (nach OVINGTON 1962)

In lebenden Pflanzen vorhanden:	
in Bäumen	453 kg · ha^{-1} N
im Unterwuchs	40 kg · ha^{-1} N
In der Streu- und Humusdecke vorhanden	409 kg · ha^{-1} N
insgesamt vorhanden	902 kg · ha^{-1} N
Jährlich von Pflanzen aufgenommen:	
von Bäumen	87,5 kg · ha^{-1} N
vom Unterwuchs	37,5 kg · ha^{-1} N
Aufnahme	125 kg · ha^{-1} N
Im jährlichen Streuanfall (Blätter, Zweige usw.) vorhanden:	
von Bäumen	64 kg · ha^{-1} N
vom Unterwuchs	39 kg · ha^{-1} N
im jährlichen Abfall beim Holzschlag (Reisig, Wurzeln usw.)	13 kg · ha^{-1} N

Sehr stickstoffreich ist die Streu der häufig an trockenen Standorten angepflanzten *Robinia pseudacacia,* die mit ihren Wurzelknöllchen Luftstickstoff bindet. Durch die Mineralisierung der N-reichen Streu ist die N-Nachlieferung sehr hoch, was durch das Vorkommen von nitrophilen Kräutern im Unterwuchs angezeigt wird.

Auch in Topfkulturen wurde die Bedeutung der N-Form für das Sproßwachstum für 81 Waldbodenarten untersucht (BOGNER 1966) und zwar in 3 Reihen von Wasser- und Quarzsandkulturen:

1. Ammonium-Reihe mit $(NH_4)_2SO_4$ (462,49 ppm)
2. Nitrat-Reihe mit Ca $(NO_3)_2$ (354,24 ppm) + KNO_3 (202,22 ppm) + $Mg(NO_3)_2$ (256,43 ppm)
3. Gemischte Reihe mit $Ca(NO_3)_2$ (354,24 ppm) + NH_4 NO_3 (160,10 ppm)

Das Angebot von Stickstoff war in allen 3 Reihen gleich. Von den untersuchten Arten hatten 15 Arten wenig differenzierte Ansprüche in bezug auf die N Form:

Anthoxanthum odoratum, Eupatorium cannabinum, Holcus mollis, Juncus conglomeratus, Lathyrus vernus, Luzula luzuloides, Milium effusum, Poa chaixii, Poa nemoralis, Veronica officinalis, Polytrichum commune, Sphagnum girgensohnii, nur geringfügig abweichend *Bromus ramosus, Festuca altissima* und *Impatiens parviflora.* Die größte Gruppe mit 52 Arten

zeigt ein gutes Sproßwachstum sowohl bei reiner Nitraternährung als auch bei gemischter Ernährung, während bei reiner Ammonium-Ernährung sie nicht einmal eine 50% Wachstumsleistung erreichen.

Zu der dritten kleinsten Gruppe gehören nur 7 Arten, die ein gutes Wachstum bei Ammonium- und gemischter Ernährung aufweisen aber empfindlich gegen reine Nitraternährung sind: *Calluna vulgaris, Sieglingia decumbens* und *Vaccinium myrtillus,* die besonders empfindlich auf reines NO_3^- reagieren; mittlere Empfindlichkeit weisen *Nardus stricta* und *Vaccinium vitis-idaea* auf, und nur geringe *Deschampsia flexuosa* und *Molinia coerulea* subsp. *arundinacea.*

Somit ergibt sich, daß im physiologischen Versuch alle Arten sich gut bei gemischter Ernährung entwickeln, 18,5% der Arten gleich gut auch bei reiner NO_3^--Ernährung und 8,6% bei reiner Ammonium-Ernährung. Natürlich spielt auch der pH-Wert eine Rolle. Dieser wurde nur bei gemischter Ernährung geprüft, bei saurer Reaktion (pH = 3,3), bei ganz schwach saurer (pH = 6,0) und bei alkalischer (pH = 8).

Das Ergebnis war, daß 31 Arten vom stark sauren bis zum alkalischen Bereich gut wuchsen, 32 Arten nur im stark sauren Bereich schlecht und 14 Arten schlecht im alkalischen Bereich, wobei zu diesen alle 7 Arten gehören, die gegen NO_3 empfindlich sind.

Innerhalb der genannten Gruppen kann man jeweils weitere Untergruppen unterscheiden. Auch die Reaktion der Sprosse und Wurzeln ist nicht immer gleich. Jede Art weist bestimmte Eigentümlichkeiten auf. *Ein Vergleich mit den in der Vegetationskunde unterschiedenen ökologischen Gruppen ist sehr schwierig.* Denn im Gelände kommt es auf das Zusammenwirken vieler Faktoren an: Wasserhaushalt, Nährstoffreichtum oder -armut, Bodenreaktion, Temperatur- und Lichtverhältnisse und dazu noch der sehr wichtige Wettbewerb. Dasselbe gilt auch für die Stickstoff-Zeigerwerte. Weitere Einzelheiten sind der Originalarbeit zu entnehmen.

1.6.5 Ökosysteme

Die verschiedenen Laubwaldökosysteme, die im Bereich des europäischen Zonobioms VI untersucht wurden, sind alle forstlich bewirtschaftete Wälder bis auf den noch natürlichen Eichenmischwald an der Worskla. Letzterer wurde bereits in Bd. 1, p. 44–68 ausführlich behandelt; wir verweisen auf das dort Gesagte. Auf die alpinen Ökosysteme kommen wir im Abschnitt 1.8 (p. 94) zurück.

1.7 Gliederung des Zonobioms VI in Europa

Wie wir bereits auf p. 3 ausführten, wird dieses Zonobiom VI in drei Subzonobiome gegliedert:

1. Ozeanisches Subzonobiom Westeuropas (sZB oc), p. 11
2. Mitteleuropäisches Subzonobiom (sZB eu-mi), p. 20
3. Osteuropäisches (mittelrussisches) Subzonobiom (sZB miru), p. 29

Diese drei Subzonobiome unterscheiden sich nicht nur klimatisch, sondern besonders auch durch den Grad der menschlichen Eingriffe in der Vergangenheit. Wie wir ausführten, wurden im ozeanischen Gebiet nicht nur die natürlichen Wälder vernichtet, sondern auf den armen Böden die Vegetation so stark degradiert, daß sich großflächig Vegetationstypen ausbildeten – die Heide und Moore –, die für den Menschen einen nur sehr geringen Nutzungswert haben. Ihre Melioration ist schwierig und kostspielig, weil die Nährstoffreserven im Boden äußerst gering sind, ähnlich wie es in den humiden Tropen der Fall ist.

Auch im mitteleuropäischen Raum wurde die natürliche Vegetation völlig vernichtet, aber die Braunen Waldböden sind nicht so arm wie die Podzolböden und die Torfböden im ozeanischen Gebiet. Die Voraussetzungen für die Land- und Forstwirtschaft waren deshalb günstiger. Es entstand dementsprechend eine intensiv genutzte Kulturlandschaft mit zum Teil anthropogener Vegetation. Aber auch die intensive Nutzung ist mit gewissen Gefahren verbunden. Eine erhöhte Bodenerosion der Ackerböden ist nicht zu vermeiden, insbesondere in Hanglagen. Der neuerliche Einsatz von großen landwirtschaftlichen Maschinen, die dadurch erleichterte Lokkerung des Bodens und der zunehmende Anbau erhöhen die Gefahren. Das Bestreben, die Erträge immer weiter durch Anwendung von mineralischem Dünger und chemischen Bekämpfungsmitteln ist auf die Dauer nicht unbedenklich. Wenn die Böden durch Schwermetalle oder Chemikalien vergiftet sind, werden sie für die landwirtschaftliche Nutzung unbrauchbar.

Im osteuropäischen Subzonobiom, das sehr großräumig sowie eben ist und nicht so intensiv genutzt wurde, sind die genannten Gefahren geringer. Aber gerade die Laubwaldgebiete sind dort relativ frühzeitig und dichter besiedelt wor-

den. Die heutigen sozialisierten und mechanisierten Großbetriebe bergen dieselben Gefahren in sich.

1.8 Orobiom VI – Nordrand der Alpen

Im Rahmen unserer globalen Übersicht können wir die ökologischen Verhältnisse der Alpen nur in großen Zügen behandeln und müssen darauf verzichten, mehr lokale, wenn auch sehr interessante Einzelheiten zu bringen. Auf die Nordkarpaten weisen wir nur kurz hin (p. 124).

Die Alpen als Ganzes sind ein interzonales Gebirge zwischen den Zonobiomen IV und VI. Das Zonobiom V ist nur in Tieflagen des insubrischen Gebietes angedeutet: warm-temperiert und mit einem Maximum der Regen im Sommer. Es ist jedoch mehr durch die angepflanzten Exoten in den Gärten und Parkanlagen erkennbar als durch die von den Menschen angepflanzten Eßkastanien (*Castanea*-Wälder), die früher die Grundnahrung (Brotersatz) für die Bevölkerung lieferten.

Der Südrand der Alpen, den wir als humides Orobiom IV bezeichnen, und der Nordrand (Orobiom VI) unterscheiden sich ökologisch und floristisch stark. Dazu kommen die Inneralpinen Täler der Zentralalpen, für die ein kontinentales Klima bezeichnend ist. In ihnen findet man viele xerotherme Relikte.

Der gesamte Alpenzug gehört zu 6 verschiedenen Staaten, was für die ökologische Erforschung sehr ungünstig ist. Denn die einzelnen Forscher beschränken ihre Untersuchungen auf ihr Staatsgebiet. Daraus ergeben sich Unterschiede in den angewandten Methoden und verschiedene Auffassungen über die Gliederung der Höhenstufen. Erst OZENDA (Grenoble) hat den Versuch unternommen, seine Vegetationsgliederung auf die Gesamtalpen und die benachbarten Gebirge Karpaten, Pyrenäen, Nordappenin einschließlich der mitteleuropäischen Mittelgebirge auszudehnen (OZENDA 1985). Auf diese Zusammenfassung sei besonders hingewiesen.

1.8.1 Das Klima der Alpen

Von einem bestimmten Klima kann man bei einem Gebirge nicht sprechen; denn es ändert sich mit zunehmender Höhe. Man kann höchstens nur vom Klima einzelner Höhenstufen ausgehen. Die Bezeichnung der einzelnen Stufen lauten von unten nach oben ganz allgemein:

1. collin (am Fuße des Gebirges); 2. montan und hochmontan (= oreal, im mittleren Teil eines Hochgebirges); 3. subalpin (meist eine Übergangsstufe von den bewaldeten Teilen zur baumlosen nächst höheren Stufe); 4. alpin (mit niedriger aber noch geschlossener Pflanzendekke bis zur klimatischen Schneegrenze) und 5. nival (über der Schneegrenze, im unteren Teil mit fleckenweise auftretender Vegetation, nach oben immer mehr in Firnflächen übergehend).

Diese Gliederung wurde für das zuerst untersuchte Alpengebirge eingeführt. Sie läßt sich auf alle Orobiome der Welt anwenden, allerdings nur dann, wenn man mit diesen Stufen keine bestimmte Vorstellung von der Vegetation verbindet. Es gibt Gebirge ohne Waldstufen. Wenn man von «Höhenstufen» spricht, so denkt man an einen treppenförmigen Aufbau der Gebirgslandschaft. Einen solchen findet man im großen Maßstab als Colorado-Plateaus in N-Arizona und S-Utah, wobei die obersten Stufen jeweils sich gerade noch bis in die alpine Stufe in über 3000 m NN erheben: Auf einen fast senkrechten Steilhang folgt jeweils ein Plateau mit einer der Höhenstufe entsprechenden «zonalen Vegetation», auf Eu-Klimatopen mit einem der Höhenlage entsprechenden Klima.

Besser ist es von einer *hypsozonalen* Vegetation (MIEHE 1986) zu sprechen. Fehlen Verebnungen ganz, so ist es die Vegetation, die bei einer bestimmten Höhenlage gleichmäßig bei allen Expositionen vorkommt. Ebenso kann man in Gebirgen von einer *hypsoextrazonalen* Vegetation sprechen, wenn sie durch lokale Kleinklimaunterschiede bedingt wird (nur am sonnigen Südhang, nur am kalten Nordhang, in einem Kältesee, in Föhntälern usw.), aber auch von *hypso-azonaler* Vegetation, wenn die Bodenart ausschlaggebend ist, z. B. auf Hangmooren, auf Schuttfächern, in Felsspalten. Da diese Vorschläge bei der Korrektur eingefügt wurden, sind sie sonst im Text noch nicht verwendet worden.

Auch die anderen Gebirge Nordamerikas mit Ausnahme der Grand Tetons weisen Verebnungen insbesondere in der alpinen Stufe selbst in 4000 m NN auf. Im Gegensatz dazu ist das schon sehr früh erforschte Alpensystem ein tektonisch kompliziertes Gebirge mit sehr steilen Hängen und vielen oft schwer zu besteigenden spitzen Gipfeln. Größere Verebnungsflächen fehlen

meist ganz. Zwar ist die Zahl der meteorologischen Gebirgsstationen in den Alpen relativ sehr groß, aber ihre Meßwerte gelten nur für das unmittelbar benachbarte Gebiet. Durch die wechselnde Hangneigung und die verschiedenen Expositionen, die Kaltluftseen der wenig geneigten Täler oder in Beckenlandschaften mit Temperaturinversionen werden die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Änderung des Großklimas bei zunehmender Höhenlage so merklich durch das Kleinklima abgeändert, daß sich in solchen Gebirgen überall ein Klimamosaik auf kleinem Raum ergibt – ein besonders interessantes Objekt für kleinräumige ökologische Untersuchungen.

Die wichtigsten allgemeinen Gesetzmäßigkeiten bei zunehmender Höhenlage sind:

1. Abnahme der mittleren Jahrestemperatur um etwa 0,50–0,65 °C je 100 m Höhenzunahme, infolgedessen
2. eine Verkürzung der Vegetationszeit bei allen Gebirgen mit ausgesprochenen temperaturbedingten Jahreszeiten.
3. Eine durch Steigungsregen bedingte Erhöhung der Niederschläge, die sich insbesondere auf den Luv-Hängen auswirkt. Nur auf den regelmäßig über die Wolkendecke hinausragenden Gipfeln macht sich eine Abnahme der Niederschläge bemerkbar.
4. Eine Verstärkung der direkten Sonnenstrahlung und zugleich eine Abnahme der Intensität der diffusen Strahlung infolge einer geringeren Dichte der Atmosphäre und eines geringen Staubgehalts. Das hat eine Verschärfung der Klimaunterschiede zwischen Süd- und Nordhang zur Folge. Bereits auf engem Raum wirkt sich dies aus in einer verstärkten Ausprägung des Kleinmosaiks der Vegetation durch größere Extreme z. B. vor und hinter Felsblöcken.

Die Gesamtstrahlung wird außerdem in Tallagen lokal sehr stark durch die verschieden starke Einengung des Horizonts bedingt: Im Schatten von herausragenden Bergen ist die tägliche Sonnenscheindauer stark verkürzt. Es gibt sogar in Nordexposition Lagen, die nie von Sonnenstrahlen getroffen werden und nur diffuse Strahlung oder von besonnten Felswänden reflektierte Strahlung erhalten.

Mit besonderen Schwierigkeiten ist die Messung der Niederschläge an Steilhängen und in Gipfellagen verknüpft. Mit dem normalen Regenmesser wird nur der auf eine horizontale Fläche fallende Niederschlag erfaßt. Der auf einen Hang fallende Niederschlag hängt dagegen von der Richtung der fallenden Regentropfen ab und diese Richtung wird von dem Wind bestimmt, wechselt also dauernd und ist stark reliefabhängig, somit kaum genauer erfaßbar. Oft bleiben die Wolken an einem Talanfang hängen, wodurch lokal besonders hohe Niederschläge fallen. Während z. B. der normal gemessene Niederschlag 140 mm betrug, gab eine spezielle Treibnebelmeßanlage 184 mm an. Die Meßfehler können oft noch viel größer sein (PRUTZER 1967). Noch schwieriger ist es, den Niederschlag auf bewaldeten Hängen zu erfassen. Denn die Baumkronen fangen nicht nur den Regen auf, sondern kämmen auch die Wassertröpfchen bei Treibnebel aus und leiten das Wasser dem Stamm entlang abwärts oder lassen es von den Kronen abtropfen.

Besonders unregelmäßig ist in Gebirgen die Ablagerung von Schnee. Die Schneeflocken werden durch die Windwirbel erfaßt, von den windexponierten Bergrücken abgetrieben und in deren Windschatten als mächtige Wächten abgelagert. Auch sonst wechselt die Mächtigkeit der Schneedecke sehr stark auf kleinstem Raum. Das hat zur Folge, daß auch das Abtauen des Schnees im Frühjahr sehr unregelmäßig ist, was den im Gebirge besonders wichtigen Faktor – die *Aperzeit* (von apertus, lateinisch = offen) beeinflußt. Man versteht darunter die Dauer der schneefreien, d. h. offenen Bodenoberfläche. Sie kann in der alpinen Stufe zwischen 0 und 12 Monaten variieren, was für die Vegetation von ausschlaggebender Bedeutung ist. Man kann die ökologischen Verhältnisse im Hochgebirge nicht verstehen, wenn man nicht die Schneeverhältnisse im Frühjahr kennt und die Aperzeit zu beurteilen vermag. Die Aperzeit trägt zum Mosaikaufbau der Vegetationsdecke sehr wesentlich bei.

Der Ökologe kann deshalb die Angaben der meteorologischen Stationen nur teilweise verwenden und ist auf Kleinklima-Messungen angewiesen. REHDER (1965) hat auf Grund der veröffentlichten meteorologischen Daten für die Schweiz eine Klimadiagramm-Karte entworfen, die jedoch für eine genauere Klimagliederung des Gebirges nicht genügt. Für eine Wärmegliederung im Frühjahr und Frühsommer kann man die phänologischen Erscheinungen von weit verbreiteten Wild- und Gartenpflanzen verwenden. Auf Grund von entsprechenden Beobachtungen wurde von SCHREIBER (1977) eine Karte (1 : 200 000) der Wärmegliederung der Schweiz

bis in die mittleren Gebirgslagen auf 4 Blättern veröffentlicht. Es gelang ihm, flächenmäßig 18 Wärmestufen in der Schweiz zu unterscheiden und zwar mit je 3 Unterteilungen: 3 heiße Stufen am Südrand der Alpen im Tessin (ZB V), 3 warme, 3 milde, 3 kühle, 3 rauhe, 3 kalte und dazu ungegliedert die alpin-nivale Stufe. Die Baumgrenze verläuft zwischen der unteren und mittleren kalten Wärmestufe (am Nordrand zwischen ca. 1810–1650 m NN). Die Stufe «sehr kalt» ist die Alpengrünlandstufe. Eine diesem Werk beiliegende Karte (1 : 500 000) hebt die Föhngebiete in der Schweiz heraus, die eine Verfrühung der phänologischen Erscheinungen nördlich der Zentralalpen je nach Häufigkeit und Intensität des Föhns um über 3 Wochen, um 3, 2 oder 1 Woche und weniger angeben. Dagegen übt der Föhn am Südhang der Alpen phänologisch keine Wirkung aus, weil die von Norden stammende Luft nicht wärmer wird als die am Südhang vorhandene; nur die Windwirkung wird durch die Verformung der Baumkronen sichtbar.

Im Rahmen des Österreichischen MaB-Programms wurden 1974–1980 mehrere meteorologische Stationen entlang der Groß-Glocknerstraße in 870 m NN bis 2618 m NN in der Polsterpflanzenstufe errichtet (Dobesch 1983). Die Waldgrenze liegt bei einem Juli-Temperatur-Mittel von mindestens 10 °C. Es handelt sich um ein klimatisches Übergangsgebiet zwischen atlantischen und kontinentalen Einwirkungen. Subtropische und subarktische Luftmassen verursachen zu jeder Jahreszeit schroffe Wetterwechsel. (Tollner 1969).

Mit dem Schneeklima in den Ostalpen beschäftigen sich A. und F. Lauscher (1978–80). Aber die Meteorologen berechnen Durchschnittszahlen und Mittelwerte, während der Ökologe im Gebirge die realen Verhältnisse auf den einzelnen Biotopen kennen muß. Wichtiger für den Ökologen ist die Feststellung, daß in den Hochalpen, z. B. auf dem Sonnblick, die Schneeverdunstung und die Kondensation durch Reifbildung auf der Schneedecke sich fast kompensieren. An drei Viertel der Tage ergab sich eine geringe Kondensation, während ein Viertel der Tage eine stärkere Verdunstung aufwies. Im Mittel aller Meßtage ergab sich ein geringfügiger Überschuß der Verdunstung (A. u. F. Lauscher 1974/75, F. Lauscher 1978). Das gilt jedoch nur für Hochgebirge in einer relativ humiden Klimazone. Im extrem kontinentalen Klima, wie Pamir, verdunstet der gesamte gefallene Schnee, so daß es keine eindeutige klimatische Schneegrenze gibt.

Die Zahl der Frostwechseltage beträgt maximal 90 Tage und zwar in 1200 m NN. Sie nimmt nach oben langsam ab und ist in 4000 m schon sehr gering (fast nur Eistage), während sie nach unten nur unwesentlich abnimmt (Lauscher 1976/77). Im Gegensatz dazu ist in N-Chile auf dem 21 °S, also schon außerhalb der äquatorialen Zone mit Tagesklima die maximale Zahl der Frostwechseltage 345 und zwar in 4750 m NN. Sie nimmt nach oben rasch ab (in 6000 m NN nur noch Eistage) und nach unten ebenfalls (schon in 3000 m NN nur noch wenige Frostwechseltage). Sehr kompliziert ist die Schneeverteilung in Abhängigkeit vom Relief und dem Wind an der Waldgrenze (Kronfuss, 1967, 1972).

1.8.2 Die Böden der Alpen

Da im Gebirge die Hanglagen überwiegen, in denen es meist nicht zur Anreicherung von feinkörnigem Bodenmaterial kommt, sind die Böden oft sehr flachgründig, so daß die Pflanzen im verwitterten Muttergestein wurzeln.

Die chemische Zusammensetzung dieses Gesteins, vor allem der Gegensatz von kalkhaltigem und saurem kristallinem Gestein ist von großer Bedeutung. In den Alpen wurde man deshalb schon frühzeitig auf die «kalkliebenden» Arten, die Böden mit pH-Werten über 7,0 bevorzugen, und «kalkfliehende», die man auf sauren Böden findet, aufmerksam. Nicht immer ist dabei die chemische Komponente ausschlaggebend, sondern oft mehr der Wasserhaushalt. So kommt in der subalpinen Stufe in den kristallinen Alpen die Grünerle *(Alnus viridis)*, in den Kalkalpen dagegen die Latsche *(Pinus montana)* vor, weil die Erle feuchtere Böden verlangt, während *Pinus* selbst auf den trockenen Kalkböden gut gedeiht.

Im Gebirge überwiegen allgemein Rohböden, wie Felsböden und Schuttböden. Wo es lokal auf Verebnungen oder in Senken zur Ausbildung von tiefgründigeren Bodenprofilen kommt, treten klimatisch bedingte Bodenprofile auf. Mit zunehmender Humidität in höheren Lagen werden die im Tiefland typischen Braunen Waldböden durch lessivierte und diese durch podzolierte Böden vor allem in der Fichtenstufe abgelöst. Sie reichen darüber hinaus in die Zwergstrauchstufe.

Da bei abnehmender Temperatur der Abbau

des Humus stärker abnimmt als die Humusbildung, tritt in Hochlagen zunehmend eine stärkere Ausbildung des Humushorizontes ein. In der alpinen Stufe herrschen deshalb Alpenhumusböden vor, während es zu einer Torfbildung nicht kommt, weil die Produktion der Pflanzen abnimmt. Am verbreitetsten sind auf gut dränierten Standorten in der alpinen Rasenstufe die *Rasenbraunerden.* Sie haben hohe Humusgehalte im A-Horizont, zeigen eine saure Reaktion und sind schwach strukturiert. Ein Profil in 2260 m NN beim Glocknerhaus zeigt folgende Bodenhorizonte (aus FRANZ 1979):

A 0–10 cm schwarz, Humusgehalt 8,2% (C/N = 7,4), glimmerreicher Lehm, feinkrümelig, pH = 5,5–5,8 übergehend in
B 10–20 (30) cm braun, Lehm mit Steinbesatz (pH = 4,9–5,7) über
C tiefer, Grünschiefer.

Dagegen bleibt über Kalkgestein das A-C-Profil dauernd erhalten, weil der Kalk aufgelöst wird und sich fast keine Verwitterungsprodukte anreichern. Es bilden sich *Rendzina-Böden* mit sehr starker Humusanreicherung (80% organische Substanz), die in den obersten Schichten eine saure Reaktion annehmen können.

Verbreitet sind Pseudogleyböden, weil im Frühjahr, wenn der Boden noch gefroren ist, darüber Staunässe herrscht, insbesondere in allen leichten Senken.

In der Polsterstufe sind Rohböden verbreitet, die folgendermaßen aussehen können (2600 m NN am Großglockner):

A 0–2 (4) cm, schwerer, sehr humoser und durchwurzelter lehmiger Sand, geringer Steinbesatz
C darunter, lockeres Moränenmaterial aus Grünschiefer und Kalkphyllit, bis 10 cm noch mäßig durchwurzelt, pH = 7,3–7,6

In der Nivalstufe machen sich Solifluktionserscheinungen stärker bemerkbar als in der hochalpinen. Sie führen oft zur Ausbildung von Treppenböden, die nicht mit Viehtreppen in stark beweideten Gebieten verwechselt werden dürfen; seltener sind Frostnetzböden mit kleinen Polygonen.

Im Rahmen des Österreichischen MaB-Hochgebirgsprogramms wurden drei Jahre lang die Böden entlang der Hohen Tauern-Straße untersucht (FRANZ 1981), dann die Bodenfauna, zusätzlich auch die Bakterien- und Pilzflora. Die Dauer der Aktivität der Bodenfauna entspricht der Vegetationszeit im Hochgebirge oder übertrifft sie etwas. Die Entwicklung der einzelnen Arthropoden dauert im Hochgebirge mit zunehmender Höhe immer länger und kann sich über mehrere Jahre erstrecken. Die Biomasse nimmt mit der Höhe ab und ist an der Waldgrenze etwa 4 mal größer als in der alpinen Stufe in 2300 m NN. Selbst bei tiefgründigen Böden beschränkt sich die Fauna vor allem auf die obersten Bodenschichten. Dort betrug sie im Curvuletum-Rasen 1,53 g $TG \cdot m^{-2}$, in Schneetälchen nur 0,9 g $TG \cdot m^{-2}$. Die gefundenen Arten der einzelnen Tiergruppen werden angeführt. Die größte Biomasse entfällt auf die Enchytraeidae, im Curvuletum auch auf die Lumbricidae.

Zwischen den Pflanzengesellschaften und der Bodenfauna in ihrem Wurzelbereich bestehen in der alpinen Stufe keine engeren Beziehungen. Die Pflanzen hängen von der Belichtung, den Aper- und den Wasserverhältnissen ab, also von Faktoren, die für die Bodenfauna von geringer Bedeutung sind; viel wichtiger für die Bodenfauna sind Unterschiede der Bodenart. Nur die scharfen Vegetationsgrenzen, wie z. B. an der Waldgrenze zwischen den Waldbeständen und der baumlosen alpinen Vegetation bedingen auch eine auffallend stärkere Änderung der Bodenfauna.

1.8.3 Die Produzenten

Die Erforschung der Pflanzenwelt der Alpen begann sehr früh. Die erste große Zusammenfassung ist das «Pflanzenleben der Alpen» von C. SCHROETER (2. Aufl. 1926), in dem die Einzelpflanze noch im Vordergrund stand, während BRAUN-BLANQUET und JENNY (1926) die Vegetation und Bodenbildung berücksichtigten. Eine Fülle von ökologischen Beobachtungen aus dem Wallis enthält das Werk von GAMS (1927). AICHINGER (1933) bearbeitete pflanzensoziologisch die Karawanken, während SCHARFETTER (1938) eine Übersicht über das Pflanzenleben der Ostalpen gab. Eine Übersicht über die gesamten Alpen von P. OZENDA ist in französischer Sprache erschienen; sie soll ins Deutsche übersetzt werden. Mit diesen Hinweisen auf die größeren Werke müssen wir uns begnügen.

Genannt werden aber noch folgende Kartenwerke:

E. SCHMID (1949): Vegetationskarte der Schweiz, 4 Blatt (1 : 200 000). Unterschieden werden folgende floristisch-ökologische Gebirgsgürtel:

1. Flaumeichengürtel, 2. Pfriemengras-Steppengürtel, 3. *Quercus robur-Calluna*-Gürtel, 4. Eichen-Linden-Ahorn-Laubmischwaldgürtel, 5. *Pulsatilla*-Wald-

steppengürtel, 6. Buchen-Tannengürtel, 7. Fichtengürtel, 8. Lärchen-Arven-Gürtel, 9. Mediterraner Gebirgssteppengürtel, 10. Zwergstrauch-Tundra-Gürtel, 11. *Carex-Elyna*-Steppengürtel.

Von diesen sind nur die Gürtel 4, 6, 7, 10 und 11 Höhenstufen des Orobioms VI, wobei 11 nicht als «Steppe», sondern als alpiner Rasen bezeichnet werden sollte. Von den anderen ist 1 die unterste Stufe in den Südalpen, 8 die oberste Waldhöhenstufe der Zentralalpen, die anderen Pedobiome oder Reliktvorkommen in den kontinentalen Inneralpentälern.

Einzelne Teile der Alpen sind mitkartiert auf der Karte (1 : 1 000 000) der natürlichen Vegetation im Österreich-Atlas von H. Wagner (1977) ebenso wie auf der «Übersichtskarte der natürlichen Vegetationsgebiete von Bayern» (1 : 500 000) von P. Seibert, Bad Godesberg (1968). Besonders zahlreiche Karten von einzelnen Teilgebieten der Alpen (1 : 100 000 bis zu 1 : 10 000) sind enthalten in den über 20 Lieferungen der «Documents de Cartographie Ecologique», ebenso wie in den «Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes», die P. Ozenda an der Université Grenoble herausgibt.

Die Wälder des Ostalpenraums wurden von H. Mayer kartiert, von dem auch das Werk «Wälder des Ostalpenraums» (Mayer 1974) erschien; die Vegetation der Dinarischen Alpen findet man bei Horvat et al. (1974).

Dazu kommen viele Karten und Bearbeitungen einzelner Gebiete (Tirol, Hohe Tauern, Kaisergebirge, Parc National de la Vanoise, die Kartenblätter Annecy und Grenoble u. a.), die im einzelnen nicht angeführt werden können.

Noch größer ist die Zahl der Arbeiten über spezielle ökologische Fragen. Es ist deshalb nicht leicht, eine allgemeine Zusammenfassung aller Probleme zu geben, umso mehr als diese in den einzelnen Höhenstufen sehr verschieden sind. Im folgenden werden die hochmontane, die alpine und die nivale Stufe getrennt besprochen. Die dauerhafte Besiedlung reicht in die hochmontane Stufe hinein. In der alpinen befinden sich die Almen, auch Alpen genannt, d. h. Viehhaltungen, die nur im Sommer betrieben werden; dazu kommen in letzter Zeit mit dem Massenskisport in immer größerer Zahl Hütten, Gasthäuser, Seilbahnen, Lifte und Sport- sowie Kurorte, die ganzjährig betrieben werden. Infolgedessen werden auch die natürlichen Verhältnisse in der alpinen Stufe immer mehr durch den Menschen gestört. Selbst die nivale Stufe ist vor Bergsteigern nicht sicher und leidet unter den Immissionen der Industrie fast ebenso stark wie die anderen Stufen. Die Alpen sind das ökologisch am besten erforschte Hochgebirge, aber zugleich auch das am stärksten durch den Menschen veränderte.

Die hochmontane Fichtenwaldstufe

Die untere montane Buchenwaldstufe am Nordrand der Alpen ist noch dicht besiedelt und unterscheidet sich nicht von dem mitteleuropäischen Laubwaldgebiet, insbesondere von den dortigen Mittelgebirgen. In den etwas höheren Lagen mischt sich zur Buche die Tanne *(Abies alba)*, die aber auch in den Vogesen und im Schwarzwald heimisch ist und sowohl im Schwäbischen Wald (um Welzheim), als auch im Thüringer Wald vorkommt. Erst in der hochmontanen Stufe mit einer stark verkürzten Vegetationszeit gelangt die Fichte *(Picea abies)* zur absoluten Vorherrschaft. Sie ist in der Postglazialzeit aus südosteuropäischen Refugien eingewandert und hat die Pyrenäen nicht erreicht. In unteren Lagen namentlich im Gebiet der Kalkalpen kommen Mischbestände aus Buche, Tanne und Fichte vor. Einen solchen Urwaldbestand in etwa 1000 m NN auf Dachsteindolomit – den Rothwald bei Lunz am See (Nieder-Österreich) – hatten wir in Bd. 1, p. 131–135 geschildert. Wir bringen hier ergänzend die Artenlisten von 2 Beständen aus der Optimalphase. Der eine ist etwas lichter, der andere mehr geschlossen. Solche Mischbestände bilden ein bestimmtes Ökosystem mit einem bestimmten Stoffkreislauf und Energiefluß. Sie sind kein Mosaik von Mikro-Ökosystemen, obgleich die Bodenflora aus einem Mosaik von basiphilen Arten des Laubwaldes und azidophilen Arten des Fichtenwaldes bestehen. Denn dieses Mosaik ist nicht von Dauer, sondern ändert sich, wenn eine Veränderung in der Anordnung der Baumarten erfolgt, was in Urwaldbeständen ohne Eingriffe des Menschen oft sehr langsam abläuft.

Rothwald bei Lunz am See (Nieder-Österreich)

Lage: Leicht nach Westen geneigte Verebnungsfläche am Südfuß des Dürrensteins in 1000 m Meereshöhe bei einem Jahresniederschlag von 1700 mm.

Boden: Muttergestein Dachsteinkalk in 1–1,5 m Tiefe anstehend, Bodentyp Braunerde im Wechsel mit Rendzina-Braunerde, lehmig mit etwa 8 cm mächtigem stark humosem A-Horizont und dünner Streuauflage.

Bestandsstruktur: Baumschicht verschiedenartig und verschieden hoch mit einem mittleren Kronenschluß von 70–90%. Einzelne alte Tannen erreichen eine Höhe von 50 m bei einem Durchmesser in Brusthöhe von 1 m. Sonst ist die durchschnittliche Höhe der 3 bestandbildenden Baumarten (Tanne, Buche, Fichte) etwa 35–40 m. Unter dieser oberen Baumschicht läßt sich eine lockere untere Baumschicht (bis 20 m hoch) unterscheiden, in der ebenfalls alle drei Baum-

arten vertreten sind. Nur bei stellenweise fehlenden oberen Baumschichten dominiert in der unteren Baumschicht die Buche. Dasselbe gilt auch für die Strauchschicht. Bei dem hohen Rotwildbesatz leidet die Verjüngung der Tanne durch Verbiß. Die Verjüngung der Fichte erfolgt auf den am Boden in großer Zahl liegenden und in dieser Höhenlage sich nur langsam zersetzenden toten Baumstämmen. Auf ihnen finden die Fichtenkeimlinge bessere Lichtverhältnisse und zugleich ein saures Keimsubstrat. Der Fichtenjungwuchs ist infolgedessen in Reihen angeordnet. Viele tote Buchenstämme bleiben lange aufrecht stehen und weisen große Fruchtkörper des Zunderschwammes *(Fomes fomentarius)* auf.

Die stehende Holzmasse beträgt ca. 1000 m^3 pro ha und verteilt sich zu 30% auf Laubholz und 70% auf Nadelholz. Das Laubholz besteht praktisch aus Buche, da *Acer pseudoplatanus* und *Ulmus montana* nur vereinzelt auftreten. Unter dem Nadelholz überwiegt die Tanne. Die Baumschicht ist nicht homogen, vielmehr kommt die Buche und Tanne häufig in horstförmigen Gruppen vor. Auch die Krautschicht zeigt eine wechselnde Zusammensetzung. Sehr auffallend ist das Nebeneinander von anspruchsvolleren Arten des Laubwaldes und Arten des sauren Bodens, die zusagende Bedingungen auf dem aus vermorschten Stämmen entstandenen Boden finden *(Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum, Blechnum spicant)*. Die Moosschicht beschränkt sich auf die am Boden liegenden Baumstämme und einzelne herausragende Kalksteinbrocken. Sie wurden bei der Aufnahme nicht berücksichtigt. Diese wurde auf zwei je 600 m^2 großen Flächen vorgenommen. Die Artenzahl beträgt auf der Fläche I 34 und auf Fläche II 23:

	I	II
Obere Baumschicht: Höhe	30–50 m	20–45 m
Kronenschluß	70%	85%
Fagus sylvatica	3	4
Abies alba	3	3
Picea abies	1	2
Acer pseudoplatanus	×	–
Ulmus montana	×	–
Untere Baumschicht: Höhe	8–15 m	5–20 m
Kronenschluß	7–10%	15%
Fagus sylvatica	1	2
Abies alba	1	1
Picea abies	1	–
Strauchschicht: Höhe	0,4–1,5 m	0,3–1,2 m
Deckung	45%	5%
Fagus sylvatica	3,4	1
Picea abies	x	1
Abies alba	x	–
Acer pseudoplatanus	x	–
Daphne mezereum	–	x
Krautschicht: Höhe	5–10 cm	5–10 cm
Deckung	50%	30%
Baumsämlinge: *Fagus*	1	1
Picea	1	1
Abies	×	1
Acer	×	x
Oxalis acetosella	3	2
Cardamine trifolia	2,3	2
Vaccinium myrtillus	1,3	1,2
Asperula odorata	1,3	x2
Lamium galeobdolon	1	x
Lycopodium annotinum	x.3	1,3
Prenanthes purpurea	x	x
Viola silvatica	x	x
Neottia nidus-avis	x.2	x
Veronica officinalis	r	x
Adenostyles glabra	x.2	x
Ranunculus nemorosus	x	–
Cicerbita muralis	x	–
Dryopteris disjuncta	x.3	–
Dryopteris austriaca	x	–
Dryopteris filix-mas	x	–
Athyrium filix-femina	x	–
Luzula maxima	x2	–
Polygonatum verticillatum	x2	–
Fragaria vesca	0	–
Calamagrostis varia	0	–
Carex silvatica	x	–
Epilobium montanum	x	–
Asplenium viride	x	–
Solidago virg-aurea	x	–
Senecio fuchsii	0	–
Lycopodium selago	r	–
Rosa pendulina	r	–
Carex digitata	–	x.2
Dryopteris phegopteris	–	x.2
Blechnum spicant	–	x.2
Luzula pilosa	–	x
Euphorbia amygdaloides	–	x
Sanicula europaea	–	x
Lonicera nigra	–	r

Die Höhenstufe des Fichtenwaldes wird unten durch das Ökoton zur Laubwaldstufe (Buche, bzw. Buche-Tanne) und oben am Nordrand der Alpen durch die subalpine Übergangsstufe zur baum- und strauchlosen alpinen Stufe begrenzt. In beiden Fällen dürften ausschlaggebende Klimafaktoren einerseits die Dauer der Vegetationszeit mit Tagesmitteln über 10 °C und andererseits die Dauer der Frostperiode im Winter sein. Bei Laubbäumen muß die Dauer der obengenannten Vegetationszeit mindestens etwa 120 Tage im Jahr betragen; die Fichte dagegen kann sich noch mit nur 30 Tagen begnügen. Es ist ihr möglich, weil sie immergrüne Nadeln hat, die sich im Winter im Ruhezustand befinden, aber

im Frühjahr sofort mit der Photosynthese beginnen. Bei den Laubbäumen dagegen beginnt der Laubausbruch erst, wenn sich der Boden bis in größere Tiefen erwärmt hat. Eine positive Stoffproduktion setzt erst ein, wenn die jungen Blätter ausgewachsen sind. Die noch wachsenden Blätter atmen so stark, daß ihre CO_2-Bilanz negativ ist, sie also kein CO_2 assimilieren, sondern CO_2 ausscheiden (vgl. p. 82/83).

Im Winter sind, wie wir wissen, die blattlosen Zweige der Laubbäume frostresistent, aber sie können unter Frosttrocknis leiden (vgl. p. 70). Die Gefahr der Frosttrocknis ist in den Alpen im Winter besonders stark, weil häufig Temperaturinversion eintritt mit einer tiefliegenden Hochnebeldecke und strahlendem Sonnenschein in Hochlagen, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Intensität der Sonnenstrahlung mit der Höhe zunimmt, also eine stärkere Überhitzung der bestrahlten Pflanzenteile über die Lufttemperatur eintritt, was größere Wasserverluste bedingt.

Die Zunahme der Überhitzung kann man mit dem Schwarzkugelthermometer, das praktisch die gesamte Strahlung absorbiert, demonstrieren. An einem klaren Tag zeigte es die auf dieser Seite unten angeführten Temperaturen an.

Daß dieser Faktor für die Buche mit eine Rolle spielt, wurde an der durch die Buche gebildeten Baumgrenze am Feldberg (Schwarzwald) nachgewiesen (p. 72). Für die obere Fichtengrenze dürfte er ebenfalls ausschlaggebend sein. Die Wasserverluste der Fichtennadeln im Winter kann man messen, indem man deren Wassergehalt pro g Trockengewicht oder die osmotische Konzentration des Preßsaftes aus abgetöteten Nadeln bestimmt. Es zeigt sich, daß die obere Waldgrenze der Fichte durch einen plötzlichen steilen Anstieg der Zellsaftkonzentration und zugleich einen Krüppelwuchs markiert wird (p. 102).

Die Waldgrenze am Alpennordrand ist heute keine natürliche, sondern durch den Menschen um 100–200 m fast überall erniedrigt. Allerdings ist sie in den Alpen bei der Steilheit der Hänge in der hochmontanen Höhenstufe überhaupt schwer zu bestimmen.

Wenn man von der oberen Waldgrenze spricht, so versteht man darunter die *klimatische Waldgrenze* auf Eu-Klimatopen, d. h. in ebener Lage auf größeren Verebnungen mit tiefgründigen Böden. In den Alpen in Höhen um 1800–2000 m NN gibt es solche kaum. In Hanglagen macht sich sofort die Wirkung der Exposition bemerkbar. Man hilft sich, indem man den Mittelwert zwischen der erhöhten Lage in Südexposition und der erniedrigten in Nordexposition berechnet. Aber auch die Orographie spielt eine Rolle: Auf einem Berggrat erreichen die Bäume höhere Lagen als im Tal, wo sich die kalte Luft sammelt und es oft zur Nebelbildung kommt. Auch die edaphischen Faktoren wirken sich aus: Nasse Böden (Moore) sind kalte Biotope, felsige sind wärmer. Über das komplizierte Zusammenwirken der verschiedensten Faktoren beim Zustandekommen der aktuellen Baum- und Waldgrenze im Oberengadin berichtet HOLTMEIER (1967, 1967 a, 1971), wobei er auch ausführlich auf die bekannte Windwirkung eingeht.

Aber der Hauptfaktor, der heute die reale Baumgrenze in den Alpen bestimmt, ist der Mensch. Über der Baumgrenze beginnt der Bereich der Almwirtschaft, die viel Brennholz benötigt und die Viehweide möglichst ausdehnen will, namentlich in der untersten alpinen Stufe. Beides erreicht man, indem man die leicht erreichbaren Bäume an der oberen Grenze abholzt. Da die Almwirtschaft seit vielen Jahrhunderten betrieben wird, hat sie zu einer wesentlichen Erniedrigung der Waldgrenze beigetragen. Man versucht dem entgegen zu wirken, indem man geschützte Bannwälder einrichtet, die nicht genutzt werden dürfen, denn man braucht sie, um die Lawinengefahr zu verringern. Durch Lawinen wird die Waldgrenze lokal oft besonders stark erniedrigt; denn sie erzeugen breite baumlose Schneisen bis in das Tal hinunter. Da auf diesen Streifen die Baumkonkurrenz fehlt, sind sie von subalpinen Latschen- oder Grünerlen bedeckt. Diese Sträucher sind so biegsam und elastisch, daß die Lawinen sie nur kurz zu Boden drücken, ohne Schäden zu verursachen. Auch alpine Arten kann man auf den Lawinenzügen weit unterhalb der Baumgrenze finden.

	in der Sonne	im Schatten	Differenz
in 2980 m NN (Diavolezza)	59,5 °C	6,0 °C	53,5 °C
in 1800 m NN (Pontresina)	44,0 °C	26,5 °C	17,5 °C
in 20 m NN (Whitby, England)	37,8 °C	32,7 °C	5,1 °C

Aufrechte Fichten werden durch Lawinen gebrochen, aber durch die dem Boden anliegenden Äste der Fichte, die sich bewurzeln, entstehen Fichtenkolonien (Kohorten) durch Ableger, so daß die Kolonie einen gemeinsamen Wasser- und Assimilathaushalt besitzt und sich infolgedessen eher auf den Lawinenzügen durchsetzen kann.

In der Fichtenwaldstufe treten die Laubbäume Birke *(Betula)*, Espe *(Populus tremula)* und Eberesche *(Sorbus aucuparia)* als Vorhölzer auf. An der unteren Grenze tritt oft der Bergahorn *(Acer pseudoplatanus)* auf, während der Spitzahorn *(Acer platanoides)* im Gebirge nicht so hoch hinaufreicht, obgleich er im Flachland viel weiter nach Norden reicht, als der Bergahorn. Der typische Unterwuchs der Fichtenwälder mit *Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum, Equisetum sylvaticum* und vielen Farnen, Pyrolaceen, *Listera cordata, Geranium sylvaticum, Majanthemum bifolium, Melampyrum sylvaticum* und einem dichten Moosteppich stellt sich nur auf typischen Rohhumus-Podsolböden ein. Seltener sind die borealen Arten, wie *Trientalis europaea und Linnaea borealis.* Ein Austausch zwischen der borealen Zone und der Fichtenstufe der Alpen war zu Beginn des Holozäns möglich. Deshalb ist eine große Ähnlichkeit zwischen den Fichtenwäldern der Alpen und denen der Taigazone des ZB VIII unverkennbar. Eine noch größere Rolle spielt die Fichtenstufe in den inneralpinen Tälern der Zentralalpen mit ihrem kontinentalen Klima. Die untere Stufe ist so trocken, daß der Laubwald ganz zurücktritt und an seiner Stelle Kiefernwälder *(Pinus sylvestris)* auftreten, oft mit Steppenheideelementen im Unterwuchs. Im Wallis spielen diese Südhänge eine besonders große Rolle, selbst mediterrane Elemente kommen vor (Braun-Blanquet 1961). Die Höhenstufenfolge, die man als «penninische» im Gegensatz zu der «helvetischen» am Nordrand der Alpen bezeichnet, weicht von letzterer stark ab:

Die untere Kiefernwaldstufe wird bei steigenden Niederschlägen in den höheren Lagen von der Fichte abgelöst. Die Fichtenstufe bildet jedoch nicht die Waldgrenze, sondern geht in eine Lärchen-Arvenstufe *(Larix decidua – Pinus cembra)* über, die dann die um 400–600 m höher liegende Waldgrenze in den Zentralalpen bildet. Am Südrand der Alpen haben wir es nicht mit einem Orobiom VI zu tun, sondern mit einer Höhenstufenfolge, die sich aus einem Ökoton IV/V erhebt mit einem warm temperierten Klima. Diese «insubrische Höhenstufenfolge» beginnt mit einer Kastanien-*(Castanea vesca)* oder auf Kalkgestein mit einer Flaumeichen *(Quercus pubescens)*-Stufe, die über einer *Quercus robur*-Stufe zur Buchenstufe überleiten, wobei die Buchen die wieder stark erniedrigte Waldgrenze bilden. In dieser Stufenfolge fehlt somit das Nadelholz. Nur im Grenzgebiet zu den Zentralalpen mischt sich zur Buche die Tanne bei und an der Waldgrenze können Fichte und Lärche auftreten (Tab. 1.28). Im dinarischen Karstgebiet kommt die Fichte nur extrazonal in Frostlagen der Kaltluftseen vor (Zupančič 1980).

Die Frage nach den ökologischen Faktoren, durch welche die Fichtenwaldgrenze am Nordrand der Alpen bedingt wird, ist weitgehend geklärt, auch wie man sich die Waldgrenze bei einem ausgeglichenen Relief vorstellen muß. Eine solche Fichtenwaldgrenze findet man in den Rocky Mountains (Nordamerika) am über 4000 m hohen Pikes Peak. Die Hochlagen über 3500 m NN sind im Pleistozän stark eingeebnet worden.

Die Fichtenstufe reicht in diesem Gebiet von 2400 m NN als reiner, dicht geschlossener Wald bis zur Waldgrenze in 3750 m NN auf leicht geneigten Hängen. Selbst in dieser Höhe ist der Wald noch hochstämmig und nur leicht gelich-

Tab. 1.28: Stufenfolgetypen und Klima in den Alpen (schematisch). Die alpine bei II am höchsten.

Bezeichnung geogr. Lage	I Helvetische (Nordrand)	II Penninische (Zentralalpen)	III Insubrische (Südrand)
Stufenfolge		alpin	
	alpin	Arve-Lärche	alpin
	Fichte	Fichte	Buche
	Buche	Kiefer	Kastanie-Flaumeiche
	Eiche	fehlt	(immergrüne Eiche)
Klima	gemäßigt- mitteleuropäisch	kontinental (trocken)	submediterran

tet, dann aber bis 3800 m NN findet man nur noch krüppelige Bäume, die rasch an Höhe abnehmen, bis schließlich nur niedrige Krüppel verbleiben, die im Winter von Schnee bedeckt sind. Ohne Eingriffe des Menschen hätten wir auch in den Alpen dieselben Verhältnisse (SCHICHTL 1967).[1] Für die amerikanische Fichte, die der europäischen Fichte ökologisch entspricht, liegen Jahreskurven des potentiellen osmotischen Drucks ($\pi^* = -$osmotisches Potential) vor und zwar von der unteren Grenze bei 2400 m NN, aus der optimalen Höhenlage in 2700 m NN und an der Waldgrenze in 3750 m NN, sowie von den letzten Krüppeln in 3800 m NN. Sie geben uns einen Begriff von den Wasserbilanzverhältnissen der Bäume (Abb. 1.8.1).

In der optimalen Höhenlage in 2700 m NN bleibt die Zellsaftkonzentration das ganze Jahr fast konstant, nur die jungen, noch nicht ausgewachsenen Nadeln besitzen, wie immer, eine niedrige Konzentration, d. h. die Hydraturverhältnisse, also auch die Wasserbilanz, sind dauernd optimal. An der unteren Verbreitungsgrenze macht sich die Trockenheit im Mai durch einen Anstieg von einigen bar bemerkbar. An der oberen Grenze dagegen werden die Höchstwerte im April erreicht, wenn die Lufttemperatur ansteigt, aber der Boden in dieser Höhenlage

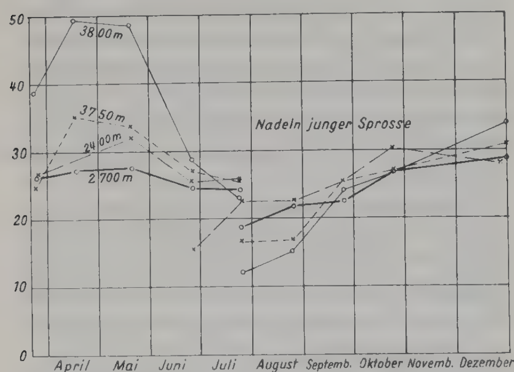


Abb. 1.8.1: Jahresgang des osmotischen Wertes von Fichtennadeln *(Picea engelmannii)* aus verschiedenen Höhenlagen am Pikes Peak (Colorado) nach Werten von GOLDSMITH und SMITH gezeichnet. Die starke Erhöhung des osmotischen Wertes bei Krüppelfichten in 3800 m NN ist auf Wasserdefizite zurückzuführen (aus WALTER 1931).

[1] Doch darf man diese Verhältnisse nicht verallgemeinern. Die alpinen Waldgrenzen der verschiedenen Gebirge der Erde unterscheiden sich sehr stark. Darauf weist HOLTMEIER (1985) erneut hin.

noch gefroren ist. Hier spielt die Frosttrocknis eine Rolle, durch die bei den nur 50 m höher wachsenden Krüppelfichten eine Erhöhung der Zellsaftkonzentration bis auf 50 bar eintritt.

MICHAELIS (1932, 1934, 1934 a) konnte diese Erscheinung für die Fichten am Nordrand der Alpen bestätigen. Er hat sogar an der oberen Fichtengrenze, bei Zweigen, die aus dem Schnee herausragten und bei Temperaturinversion von der Sonne bestrahlt und überhitzt wurden, somit besonders unter Frosttrocknis litten, einen Wert von fast 66 bar gemessen, obgleich bei vorübergehendem Auftauen in der Sonne eine Wasserverschiebung aus den Ästen in die Nadeln vorkommen kann (LARCHER 1963). Auffallend war nur, daß diese plötzliche Erhöhung nur an der obersten Verbreitungsgrenze eintritt, während die klimatischen Faktoren keinerlei sprunghafte Veränderung aufweisen. Es muß somit neben der Frosttrocknis noch ein weiterer Faktor mit beteiligt sein – und zwar die Kürze der Sommerwachstumszeit. Denn die im Spätfrühjahr neugebildeten Nadeln brauchen mindestens 3 Monate, um ihre Cuticula, die sie vor Wasserverlusten schützt, richtig auszubilden (LANGE und SCHULZE 1966). Steht ihnen im Sommer diese Zeit in den hohen Gebirgslagen nicht zur Verfügung, so verlieren die Nadeln so viel Wasser, daß sie austrocknen. Nur wenn sie von Schnee bedeckt sind, bleiben sie am Leben, was den Krüppelwuchs an der oberen Waldgrenze erklärt. Durch das Zusammenwirken dieser zwei Faktoren – der zunehmenden Frosttrocknis mit der Höhenlage und der Verkürzung der Vegetationszeit, die ein Ausreifen des Abschlußgewebes der Nadeln verhindert – wird die scharfe Ausbildung der Waldgrenze verständlich. Dem Nichtausreifen namentlich in Jahren mit kühlen Sommern kommt wohl die größere Bedeutung zu (BAIG et al. 1974).

Über der Waldgrenze in der subalpinen Übergangsstufe wird die Fichte durch die strauchförmige Latsche *(Pinus montana)* abgelöst, die undurchdringliche niedrige Bestände bildet. Ihre Nadeln sind gegen Frosttrocknis resistenter, die jungen Nadeln reifen in kürzerer Zeit aus. Aber 100–200 m über der Waldgrenze gilt auch für sie dasselbe: Die Vegetationszeit reicht zum Ausreifen der Hautschicht der Nadeln im Sommer nicht aus, die Frosttrocknis nimmt zu und die Latschenbestände weisen eine ebenso scharfe Höhengrenze auf. Dasselbe gilt für *Pinus cembra* und die nadellosen Zweige von *Larix*, deren winterlichen Haushalt TRANQUILLINI und PLAT-

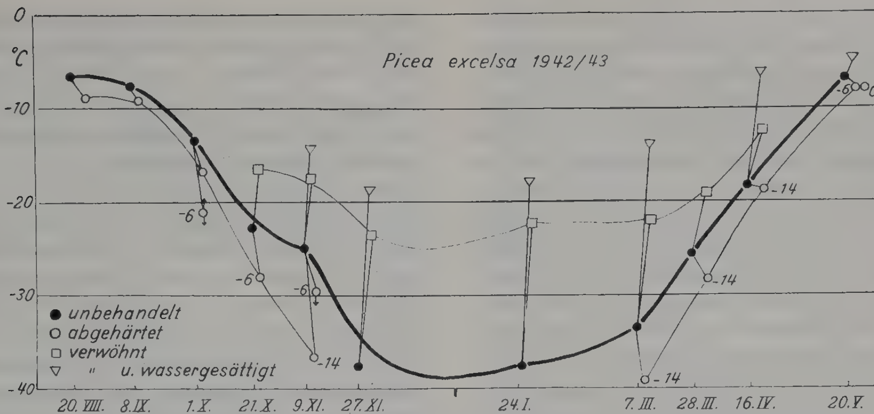


Abb. 1.8.2: Jahresgang der Frosthärte letztjähriger Nadeln der Fichte (nach PISEK und SCHIESSEL 1946). Als Frosthärte wird die tiefste Temperatur bezeichnet, der die Pflanzen 1½ Stunden ausgesetzt werden konnten, ohne Schaden zu nehmen. Zur Abhärtung wurden die Zweige 4 Tage den durch Zahlen angegebenen Temperaturen ausgesetzt, die Verwöhnung erfolgte bei Zimmertemperatur in einer feuchten Kammer.

TER (1983) untersuchten[1], an der besonders hochliegenden Waldgrenze in den Zentralen Alpen mit ihren sonnigen Wintertagen, wobei die starken Winde von geringerer Bedeutung sind (BAIG und TRANQUILLINI 1980). Diese im Gelände erarbeiteten Erkenntnisse wurden sehr eingehend im klimatisierten Laboratorium mit Windkanal der Außenstelle für Subalpine Waldforschung der Forstlichen Bundesversuchsanstalt am Patscherkofel bei Innsbruck von TRANQUILLINI und seinen Mitarbeitern überprüft (TRANQUILLINI 1979/1983). Doch dürfen diese Befunde nicht verallgemeinert werden. In sehr ozeanisch getönten Gebirgen dürfte die Frosttrocknis nicht der ausschlaggebende Faktor sein (TRANQUILLINI 1980). Reine Frostschäden treten bei den Coniferen im Hochgebirge nicht auf, denn die Abhärtung erfolgt bei ihnen rechtzeitig. Aber Frostschäden durch Spätfröste im Frühjahr, wenn die jungen, nicht frostresistenten Nadeln bereits austreiben, sind durchaus möglich. Sie werden durch Fröste unter −3 °C abgetötet. Doch besteht diese Gefahr nicht im Gebirge, sondern vor allem in tiefen Lagen mit Kaltluftseen. Hier treiben die Fichten so früh aus, daß Schäden durch Spätfröste häufig sind (TRANQUILLINI 1979 a). Im durch Kaltluft gefährdeten Becken der Baar (zwischen Schwarzwald und Schwäbischer Alb) können Spätfröste in der bodennahen Luftschicht in jedem Monat des Jahres auftreten. Gepflanzte Fichten kommen nur durch, wenn sie ohne Spätfröste so hoch werden, daß die oberen Triebe über die bodennahe Kaltluft hinausragen und nicht mehr gefährdet sind. Eine Gefahr durch Frühfröste im Herbst besteht nicht, weil die Nadeln und Sproßknospen schon genügend frostresistent sind, wenn die ersten Frühfröste auftreten.

Es gibt bei den Fichten genetisch bedingte Klone mit frühtreibenden und spättreibenden Provenienzen. Für Hochlagen sind als Pflanzgut Frühtreiber günstiger. Sie treiben schon bei tieferen Temperaturen aus, aber erst, wenn im Gebirge keine Spätfrostgefahr mehr besteht. Dadurch haben sie mehr Zeit, im Sommer das Streckungswachstum abzuschließen und ihre Nadeln und Endknospen auszureifen, so daß diese resistenter gegen Frosttrocknis werden (TRANQUILLINI et al. 1980).

Frostschäden durch tiefe Temperaturen im Winter werden im Gebirge bei Bäumen nicht festgestellt. Die Abhärtung und damit die Zunahme der Frostresistenz erfolgt im Herbst und Winter rechtzeitig, wie es Abb. 1.8.2 zeigt. Der Abhärtungsvorgang (vgl. p. 68) beginnt bereits im September, während die Nadeln im August noch durch Fröste von −7 °C geschädigt werden, erhöht sich ihre Frosthärte gegen Ende September schon auf über −15 °C und Ende Oktober auf −25 °C. Im Winter nimmt die Frosthärte noch weiter zu und kann fast −40 °C erreichen, d. h. sie liegt stets unter den im Win-

[1] Die Knospen der Lärche wurden erst geschädigt, wenn sie 50% des Wassergehaltes (bezogen auf TG) verloren. Die Wasserverluste der Lärchenzweige waren geringer als die der Fichte, aber höher als die der Arve.

ter in den Alpen auftretenden Frösten. Im März und April nimmt die Frosthärte wieder ab und Mitte Mai sind die Nadeln wieder enthärtet.

Man kann die Frosthärte künstlich verstärken, wenn man die Zweige im Herbst nur 4 Tage Temperaturen von – 6 °C aussetzt oder im November solchen von – 14 °C. Andererseits lassen sich die Zweige wesentlich enthärten, wenn man sie im Winter einige Zeit bei Zimmertemperatur verwöhnt, insbesondere, wenn man sie gleichzeitig mit Wasser sättigt. Das gelingt auch in den Frühjahrsmonaten, während eine zusätzliche Abhärtung zu dieser Jahreszeit kaum möglich ist. Ganz ähnlich wie die Fichte verhält sich die Arve, nur ist sie im Winter noch frosthärter (bis unter – 40 °C).

Die Winterruhe ist in kalten Hochlagen eine vollständige. Sie dauert an der Baumgrenze in 1840 m NN 5 Monate (Ende November bis fast Ende April). In dieser Zeit ruht die Photosynthese selbst an Tagen, an denen vorübergehend die Temperatur über 0 °C steigt. Dagegen kann in den viel milderen Wintern bei Innsbruck (580 m NN) eine vorübergehende Wärmeperiode für die CO_2-Assimilation ausgenutzt werden. Wie die Abb. 1.8.3 zeigt, ist das Assimilationsvermögen und damit auch die Produktion von Kohlehydraten an der Baumgrenze wesentlich geringer als in tieferen Lagen. Die Jahresringe werden in Hochlagen immer schmäler; die Folge davon ist eine Abnahme der Jahresproduktion an Holzmasse mit zunehmender Höhenlage oder forstlich gesprochen eine geringere Bonität der Fichtenbestände. Demgegenüber zeigt die floristische Zusammensetzung des Unterwuchses der Fichtenwälder in verschiedenen Höhenlagen nur geringe Unterschiede.

Besonders eingehende Studien mit bis fünfjährigen Registrierungen sind von einer Innsbrucker Forschergruppe an der zentralalpinen Waldgrenze mit Arve, auch Zirbe genannt, *(Pinus cembra)* und Lärche *(Larix decidua)* im Zusammenhang mit Aufforstungsfragen zur Verhinderung der Lawinen bei Obergurgl (Tirol) durchgeführt worden. Wir müssen auf sie ausführlicher eingehen. Das Untersuchungsgebiet liegt an einem 30–35 ° geneigten Hang zwischen 1820 und 2240 m NN. Die Arven-Lärchen-Waldgrenze liegt bei 2000–2150 m.

Das Licht- und Strahlungsklima wurde von TURNER (1958, 1959, 1966) untersucht (vgl. auch TRANQUILLINI 1964).

Im Gebirge spielt bei Tallage der Meßstation (im vorliegenden Falle in 1940 m NN) die Abschirmung des Horizontes durch die umgebenden Berge eine große Rolle. Dadurch wurde ein Verlust der Globalstrahlung von 10% im Juni und von mehr als 60% im Dezember (im Januar 28%) bedingt. Die Mittagsintensitäten lagen bei klarem Himmel um 11–12% höher als in der Niederung (200 m NN).

Die höchste im Juni erreichte Strahlungsta-

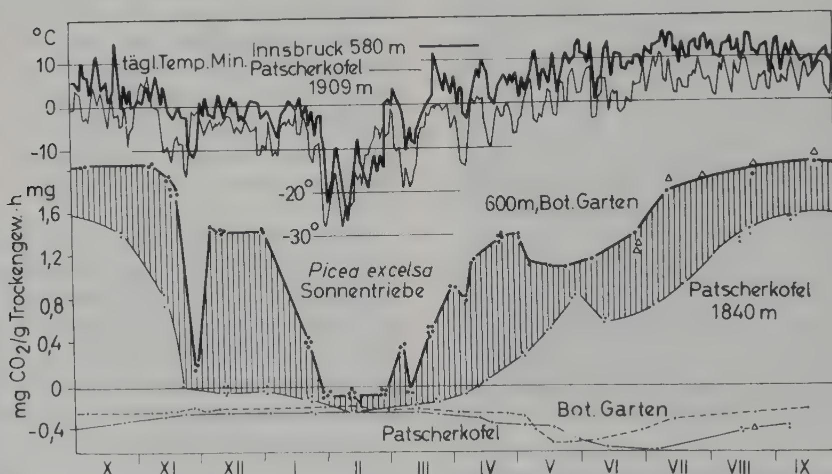


Abb. 1.8.3: Unterschiede des Assimilationsvermögens von Fichten aus 600 m Höhe (dicke Kurve) und 1840 m Höhe (dünne Kurve) bei Innsbruck (nach PISEK und WINKLER 1958). Oben: tägliche Temperaturminima in der Nähe der Probeflächen; ganz unten: Atmungswerte. Die schraffierte Fläche zeigt, um wieviel höher das Assimilationsvermögen der Fichte in tiefen Lagen im Vergleich zu dem an der Baumgrenze in 1840 m Höhe ist.

gessumme erreichte 755 cal · cm^{-2} (ohne Horizontalabschirmung wäre sie 850 cal · cm^{-2} gewesen).

Die diffuse Strahlung ist bei wolkenlosem Himmel relativ schwach: Tagessumme im Juni 60 cal · cm^{-2}, im Dezember 18 cal · cm^{-2} (kann bei Neuschnee durch Reflexion von den Hängen um 40% erhöht werden). Bei bedecktem Himmel wechselt die diffuse Strahlung stark, im Mittel betrug sie im Mai 225 cal · cm^{-2} und im Dezember 35 cal · cm^{-2} (bei Neuschnee 51 cal · cm^{-2}).

Bei wechselnder Bewölkung kann durch Reflexion von der Sonnenscheibe benachbarten Wolken die Momentanstrahlung stark ansteigen. Durch die starke Strahlung tritt eine Überhitzung der Arvennadeln ein. Ihre Temperatur liegt an wolkenlosen Tagen tagsüber im Mittel 5 °C (maximal 10 °) über der Lufttemperatur. Noch stärker erwärmen sich die den Sonnenstrahlen ausgesetzten oberen Bodenschichten. Die höchste gemessene Nadeltemperatur betrug 32,5 ° (Bodentemperatur in 0,2–1,0 cm Tiefe 49,3 °). Die größten Temperaturschwankungen (bis 34 ° am Tage) erleiden die Nadeln im April bei hoher Einstrahlung und niedriger Lufttemperatur. Arvenkeimlinge auf unbewachsenem Boden erleiden am ersten Strahlungstag den Hitzetod. Bei Windstille und starker Strahlung erwärmte sich die Oberfläche von dunklem Rohhumusboden in Hanglage (35 ° SW) während einer Stunde auf 75–80 °C. Gleichzeitig war die Temperatur an einem Schatthang in der Nähe 57 ° niedriger, also nur 23 °C. Die Mittagsintensität der Globalbeleuchtung bei wolkenlosem Himmel beträgt im Mittel im Juni 136 000 H.-Lux und im November 49 500 H.-Lux (1 Hefner-Lux = 0,9 internat. Lux). Bei wechselnder Bewölkung kann die momentane Beleuchtungsstärke bis auf 190 000 Lux ansteigen. Diese Angaben sollen die Strahlungsverhältnisse an der alpinen Waldgrenze im Gebirge charakterisieren, die so ganz anders sind als an der polaren Waldgrenze. Die zunehmende Strahlungsstärke an der alpinen Waldgrenze und höher, in der alpinen Stufe selbst, bedingt eine besonders starke Erhitzung der Bodenoberfläche und damit die Ausbildung besonderer Kleinklimate, die zu einem Mosaik von Standortseinheiten und Pflanzengesellschaften führt, in Abhängigkeit von Lage und Exposition, sowie von Bewindung und Beschattungsgrad, z. B. durch Bäume. Die Windstärke, durch die die erhitzte Luft an der Bodenoberfläche entfernt wird, spielt im Gebirge eine große Rolle; denn die Windgeschwindigkeit in 3 m Höhe war an der Waldgrenze in 2000 m NN um 40% höher als im Tal bei 1800 m NN und in 2200 m NN sogar um 70% höher. Infolge der starken Einstrahlung werden die Böden mit zunehmender Höhe relativ zur Lufttemperatur wärmer (absolut natürlich kälter). Die Vegetationszeit wird durch die Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe besser begrenzt als durch die Lufttemperatur. Deshalb wurde der Bodentemperatur in Obergurgl besondere Aufmerksamkeit geschenkt (AULITZKY 1961, 1962).

Ein besonders wichtiger klimatischer Faktor ist die Schneebedeckung. Bei der Lage der Basisstation in 2072 m NN des zentralalpinen Gebiets ist die Niederschlagshöhe mit 831 mm als sehr gering zu bezeichnen. 60% entfallen auf das Sommerhalbjahr. Es regnet im Mittel alle 2 Tage; regenlose Perioden können 4 Tage betragen, im Extrem 14 Tage. Die maximale Schneedecke erreicht nur eine Mächtigkeit von 103 cm und die Schneebedeckung dauert im Mittel etwa 174 Tage. Die Monatsmittel der Lufttemperatur lagen in den 5 Beobachtungsjahren 6 Monate (November–April) unter 0 °C und erreichten nur im Juli und August knapp 10 °. Das absolute Maximum betrug 27,6 ° (Juli) und das absolute Minimum – 20,2 ° (Januar), die größte Tagesschwankung der einzelnen Monate war 12,2–16,7 °, das Jahresmittel 1957 1,8 °; die Quellentemperatur ist 4 °. Aber ein bestimmtes Standardklima über größere Flächen kommt im Gebirge gar nicht vor. Durch das Relief, die Bestrahlung und den Wind sowie die Beschattung wird eine Aufgliederung in kleinste Klimaräume herbeigeführt, wobei die Zeit ohne Schneebedeckung (= Aperzeit) von besonderer Bedeutung ist. Wie verschieden diese ist, zeigt Abb. 1.8.4. Im Fall I und II ist nur die Bedeutung des Reliefs auf die Schneeablagerung bei verschiedener Windwirkung berücksichtigt. Man erkennt, daß die Aperzeit auf sonnseitigen Hängen verkürzt werden kann, wenn diese Hänge im Windschatten liegen, so daß sich Schneewächten bilden, die sehr spät abtauen, wodurch ein plötzlicher Übergang vom Winter zum Hochsommer herbeigeführt wird. Im Fall II wird der Südhang sehr früh schneefrei, die Überhitzung des Bodens wird jedoch durch die starke Belüftung durch Wind gedämpft, wenn dieser vorwiegend aus einer Richtung weht. Die anderen Fälle zeigen die Sekundärwirkung der Bewaldung, durch die die primäre Reliefwirkung ziemlich aufgehoben wird, aber dafür die Wirkung der

Beschattung neu hinzukommt. Deshalb bildet die Waldgrenze im Gebirge eine Klimagrenze zwischen einem vorwiegend windbeeinflußten offenen Bereich und einem Hochwaldbereich, in dem Einstrahlungs-Unterschiede von größerer Bedeutung sind. Im ersten Bereich über der Waldgrenze ist durch die Windwirkung die Aperzeit sehr unterschiedlich und es ergeben sich folgende ökologische Reihen:

Die Böden sind Podzole, die je nach Aperzeit und thermischen Einflüssen als Podzolranker, Eisenpodzole, Eisenhumuspodzolen oder podzoligen Braunerden usw. variieren können.

Die Bodentemperaturen auf dem schneebedeckten Standort der Basisstation am leicht geneigten sonnseitigen Hang und dem schneearmen Standort am leicht geneigten schattseitigen Hang gibt Abb. 1.8.4a, wieder. Man erkennt,

a) auf sicher schneebedeckten, schattseitigen Muldenhängen:

⟶ Aperzeit zunehmend

Moosreiche Rhododendreten ⟶ Vaccinietum uliginosae ⟶ Loiseleurietum ⟶ Flechtengesellschaften

b) auf besonnten Seiten der Rippen mit zusätzlichen thermischen Einflüssen:

⟶ Aperzeit zunehmend

Juniperus + Calluna ⟶ *Juniperus + Vaccin. vitis-idaea* ⟶ *Empetrum hermaphroditum* ⟶ *Arctostaphylos uva-ursi*

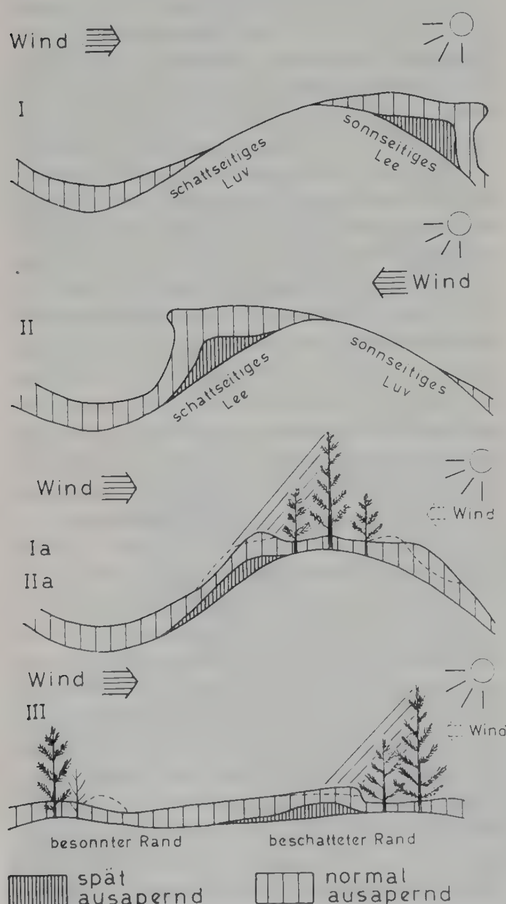


Abb. 1.8.4: Einfluß von Wind, Sonnenstrahlung und Beschattung durch Bäume auf die Mächtigkeit der Schneedecke und die Aperzeit (nach AULITZKY 1962). Weitere Erläuterungen im Text.

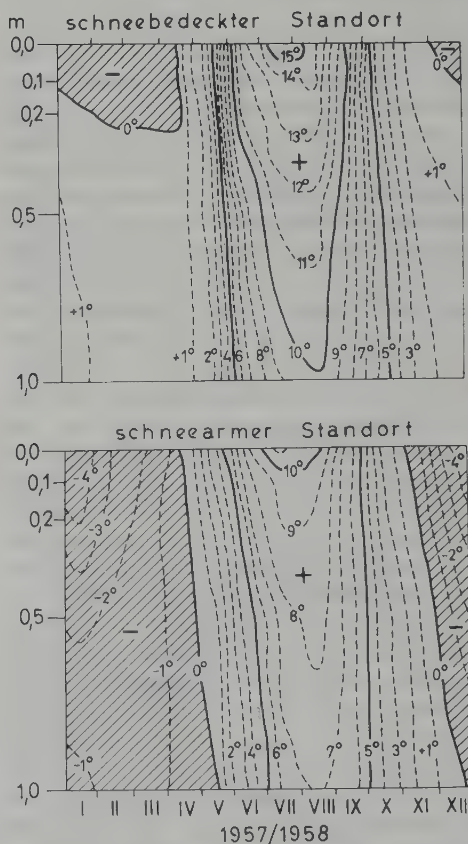


Abb. 1.8.4a: Jahresgang der Bodentemperaturen im Mittel der Jahre 1957 und 1958 in 0–1 m Tiefe an einem schneebedeckten und schneearmen Standort (nach AULITZKY 1962).
Schraffiert = gefrorener Boden.

wie tief der Frost bei geringer Schneebedeckung eindringt, während bei Vorhandensein einer Schneedecke die Monatsmittel nur in den oberen 25 cm und hier auch nur um Zehntelgrade unter den Gefrierpunkt sinken.

Während der Dauer der Messungen wurden als Extremwerte der Bodenoberflächentemperaturen −17,7 °C und 80 °C gemessen. Es ist aber anzunehmen, daß bei längeren Meßreihen die Temperaturamplitude 100 ° überschreiten würde. Alle diese Angaben gelten nur für unbedeckten Boden. Jede Vegetationsbedeckung schon durch Zwergsträucher dämpft die Extreme, so daß die Maxima kaum noch 20 °C überschreiten. Das gilt ganz besonders für die Waldvegetation.

Untersucht wurde ein Arven-Lärchenbestand in 1890–1940 m NN an einem 30 ° geneigten Hang, der etwa 60–70 Jahre alt war (mit einzelnen Überhältern) und einem Kronenschluß von 35–40% und dichtem Zwergstrauchunterwuchs. Der Boden ist ein Eisenpodzol mit deutlicher Streu- und Grobmoderauflage. Die Sonnenscheindauer am Boden des Arvenwaldes ist sehr gering und betrug auf einer Lichtung noch 51% der astronomisch möglichen, im Wald dagegen an der dichtesten Stelle nur 3,5%.

Die Bodenoberflächentemperaturen können noch sehr verschiedenartig sein. Bei der geringen Ventilation wird schon vorübergehende Einstrahlung eine Erhitzung der Bodenoberfläche bedingen. Auf Lichtungen wurden am besonnten Bestandesrand noch Extremwerte gemessen. Aber schon in geringen Bodentiefen gleichen sich die Unterschiede aus. Sie liegen während der Vegetationszeit ab 10 cm Tiefe immer bei 5–10 °C.

Hier an der obersten Waldgrenze wurde die Ökophysiologie von *Pinus cembra* durch fortlaufende Untersuchungen mit selbstregistrierenden Geräten während eines ganzen Winters unter natürlichen Bedingungen untersucht, wobei nicht nur die Verhältnisse bei ausgewachsenen Bäumen, sondern auch bei jungen Sämlingen berücksichtigt wurden; denn diese sind ja für die Verjüngung der Bestände ausschlaggebend (Tranquillini 1957, 1959, 1963, 1963 a, 1964).

Was zunächst die Wasserbilanz anbelangt, so ist sie stets gesichert. Zwar ist das Klima in den Zentralalpen relativ trocken, aber wie wir erwähnten, regnet es normalerweise jeden zweiten Tag und regenlose Perioden über 4 Tage sind selten (max. beobachtet 14 Tage). Bei den tiefen Temperaturen ist die Verdunstung gering. Werte über 1 ml · h^{-1} (Piche grünes Papier) um die Mittagszeit sind selten. Die Böden sind deshalb schon in geringen Tiefen ständig feucht. Nur in der Übergangszeit zwischen dem Spätwinter und Frühjahr kommt Frosttrocknis in Frage (vgl. p. 103), aber auch diese spielt nur bei Sämlingen eine Rolle, die nicht von Schnee bedeckt sind, da sie geringere Wasserreserven in den Achsenorganen besitzen als alte Bäume. Von ausschlaggebender Bedeutung ist bei der Kürze der Vegetationszeit die Stoffproduktion. Deshalb wurde der Photosynthese von jungen Arven-Sämlingen besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Solange im Sommer die Temperaturen über 0 °C liegen, sind die Ausbeuten an Trockensubstanz bei der Photosynthese normal. Sobald jedoch im Herbst die Temperaturen nachts so stark fallen (unter −4 °C), daß die Nadeln gefrieren, ist am nächsten Tag, wie wir wissen, die Photosynthese selbst bei günstigen Temperaturen gehemmt. Je häufiger sich das wiederholt, desto geringer wird die CO_2-Aufnahme, bis schließlich die Stoffproduktion ganz aufhört. Das ist immer der Fall, sobald der Boden gefriert, so daß ein Wassernachschub unmöglich wird und die Spalten fest geschlossen bleiben. Es beginnt die Winterruhe, die auch an einzelnen wärmeren Tagen nicht unterbrochen wird.[1] Befinden sich die Nadeln in dieser Zeit unter Schnee, dann bleiben sie grün. Sind sie dagegen der Sonne ausgesetzt, so werden sie gelblich, die Chloroplasten ballen sich um den Kern oder in den Ecken des Faltenparenchyms zusammen und der Chlorophyllgehalt sinkt auf ein Drittel des Sommerwertes. Vorübergehende Wärmeperioden im Winter sind somit für die Pflanze eher schädlich: Die Photosynthese kommt nicht in Gang, wohl aber die Atmung, so daß Stoffverluste eintreten können. Infolge der starken Strahlung sind die Nadeln selbst im Winter an sonnigen Tagen selten gefroren. Von 159 Wintertagen blieben sie an 42 völlig eisfrei und nur

[1] Weitere Untersuchungen haben gezeigt, daß junge *Pinus cembra*-Pflanzen, die im warmen Gewächshaus kultiviert wurden, ebenfalls ein starkes Absinken der Photosynthesefähigkeit im Dezember aufweisen. Das Minimum wird im Januar erreicht, worauf wieder ein Anstieg erfolgt. Diese Erscheinung macht sich sowohl bei normaler Tageslänge als auch im 12- oder 8-StundenTag bemerkbar und ist wohl auf endogene Ursachen zurückzuführen (Bamberg et al. 1967).

an 2 Tagen völlig gefroren. Unter Schnee bei Temperaturen, die ständig unter 0 °C liegen, sind die Pflanzen besser aufgehoben. Durchlässiger Schnee kann aber auch die Entwicklung von Pilzen fördern, wie *Lophodermium pinastri* an Arven und *Herpotrichia nigra* an Latschen und Fichten, durch die junge Sämlinge abgetötet werden.

Im Frühjahr, wenn die Temperaturen ansteigen, ist zunächst die CO_2-Bilanz noch negativ; allmählich kommt aber die Photosynthese in Gang und die Produktion an Trockensubstanz wird positiv. Das geschieht um so rascher, je grüner die Nadeln überwinterten. Junge Bäumchen können deshalb nach dem Ausapern sofort CO_2-assimilieren, während ältere Bäume eine längere Anlaufzeit benötigen. Aus den fortlaufenden Messungen der Netto-Photosynthese und der Atmung auch der nicht grünen Organe ließ sich für die Arve eine CO_2-Jahresbilanz für junge Sämlinge aufstellen (Abb. 1.8.5). Außerdem wurde die Jahresbilanz direkt durch die Trockensubstanzzunahme von ganzen Sämlingen bestimmt. Die Ergebnisse stimmten nicht überein. Die nach der ersten Methode ermittelten Zahlen waren 3mal so hoch. TRANQUILLINI führt es jetzt, wohl mit Recht, darauf zurück, daß die Temperaturverhältnisse in der Küvette bei der Messung der Photosynthese günstiger waren als unter natürlichen Bedingungen. Der Jahresverlauf der Stoffproduktion entspricht aber den auf der Abb. 1.8.5 dargestellten Verhältnissen. Man sieht, daß die Vegetationszeit von Mitte Mai bis Ende Oktober andauert. Die Substanzverluste im Winter unter Schnee sind nur etwa 6% der Brutto-Photosynthese. Insgesamt ist der Stoffgewinn sehr gering. Es dauert 25 Jahre, bis die Bäumchen eine Höhe von 80 cm erreichen.

Die mit der Zirbe in den Zentralalpen an der Waldgrenze vorkommende Lärche *(Larix decidua)*, die nur sommergrüne Nadeln besitzt, ergrünt erst Mitte Juni, wenn keine Nachtfröste mehr vorkommen; denn die jungen Lärchennadeln sind sehr frostempfindlich. Sie vergilben bereits Ende September. Während der Arve 181 Tage für die Stoffproduktion zur Verfügung stehen, sind es bei der Lärche nur 107 Tage. Es fragt sich, wie es kommt, daß die Lärche trotzdem mit der Arve konkurrieren kann.

Die gleichzeitig bei beiden Baumarten durchgeführten Messungen der Photosynthese zeigten, daß die Lärche im Sommer pro Nadeltrokkengewicht etwa das Doppelte an CO_2 assimiliert, im Vergleich zur Arve. Das ist darauf zurückzuführen, daß der Anteil des Assimilationsparenchyms auf dem Nadelquerschnitt bei der Lärche 80% ist gegenüber 60% bei der Arve. Außerdem hat letztere eine dickere Epidermis und sklerenchymatische Zellen, also un-

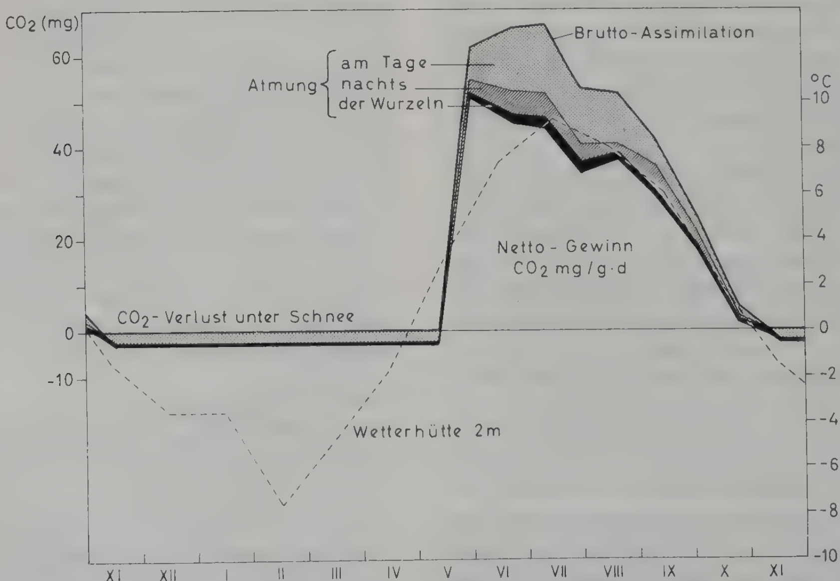


Abb. 1.8.5: Jahresgang der CO_2-Bilanz bei jungen *Pinus cembra*-Pflanzen an der Baumgrenze in Obergurgl, Tirol (nach TRANQUILLINI 1959). Gestrichelt = Monatsmittel der Temperatur.

produktives Gewebe, das das Nadeltrockengewicht erhöht. Wir haben also etwa dieselben Verhältnisse wie bei der immergrünen *Quercus ilex* im Vergleich zur sommergrünen *Q. pubescens* (vgl. Bd. 4). Berechnet man die Photosynthese bei Arve und Lärche auf gleiche Nadeloberfläche, so gleichen sich die Unterschiede aus. Von der Tagesproduktion ist der Atmungsverlust während der Nacht bei der Lärche etwas höher, aber ebenso wie bei der Arve 8–9% der Nettoassimilation. Um die Gesamtproduktion einer Pflanze zu berechnen, muß man noch die Gesamtmenge der assimilierenden Nadeln kennen. Es zeigt sich, daß bei jungen Lärchen die Nadelmasse etwa 3mal größer ist, bei 12jährigen auf mineralischem Boden sogar 6mal. Da außerdem die Lärchen trotz der kürzeren Vegetationszeit pro g Nadelmasse im Jahr 47% mehr CO_2 assimilieren, so ist die Gesamtproduktion einer 4jährigen Lärche etwa 4,5mal größer als einer gleichalten Arve, bei 12jährigen sogar 8,5mal größer. Erst mit 25 Jahren ist die Nadelmenge geringer und die Lärche bleibt hinter der Arve zurück. Wir sehen somit, daß die Lärche zunächst der Arve überlegen ist und rascher in die Höhe wächst, allerdings nur auf für sie günstigen mineralischen Böden. Auf Rohhumus läßt ihre Wuchskraft sehr rasch nach. Mit der Zeit setzt sich jedoch die Arve schon als Schattholzart durch. Das Lärchen-Arven-Verhältnis erinnert somit an das Kiefern-Fichten-Verhältnis, nur daß in letzterem Falle beide immergrüne Arten sind (vgl. p. 375).

Ganz kurz sei noch auf die Windwirkung eingegangen. Die direkte Windwirkung ist relativ gering; wohl aber die indirekte durch mechanische Einwirkung, die eine Deformierung der Baumkronen (windgescherte Bäume) bedingt. In der Nähe der Schneeoberfläche kommt auch die Wirkung von Schneegebläse in Frage, indem Eiskristalle mit großer Heftigkeit vom Wind gegen die Zweige geschleudert werden. Bei einzelstehenden Fichten kann man oft beobachten, daß sie unten am Stamm Zweige haben, die im Winter unter Schnee geschützt sind. Dazwischen ist eine kahle Zone, die bereits über den Schnee hinausragt und dem Schneegebläse ausgesetzt ist. Der obere Teil ist so hoch, daß er von den Eiskristallen nicht mehr getroffen wird; hier sind die Seitenzweige wieder entwickelt.

Die subalpine Stufe

Als subalpine Stufe wird häufig die oberste Waldstufe bezeichnet. Am Nordrand der Alpen wäre das die Fichtenwaldstufe. Aber es ist nicht sinnvoll, diese Waldstufe von den übrigen zu trennen. Wir bezeichnen sie deshalb als hochmontan (= oreal). Subalpin ist dann die Übergangsstufe, das Ökoton, von der obersten Waldstufe zu der baumlosen alpinen Stufe (vgl. dazu WAGNER 1970).

Dieser Übergang am Nordrand der Alpen ist sehr deutlich gekennzeichnet durch eine Strauchstufe. In den Kalkalpen ist es die Latschenstufe *(Pinus mugo = P. montana),* bei den kristallinen Gebirgsrücken die Grünerlenstufe. In beiden Fällen können die Holzgewächse mannshoch werden, in den Zentralalpen sogar noch höher und zwar die baumförmige *Pinus uncinata,* als Spirke bezeichnet und früher als Subspecies der *Pinus montana* betrachtet.

In beiden Fällen ist der Unterwuchs ein ganz anderer. Die Nadelstreu der Latschen bildet bei der Zersetzung einen Rohhumushorizont und dort, wo der Boden tiefgründig ist, ein Podzolprofil; infolgedessen besteht der Unterwuchs vor allem, wie im Fichtenwald, aus Ericaceen-Zwergsträuchern und einer Hypnaceen-Moosschicht. Als besonderes Element tritt in dieser Stufe oft *Sorbus chamaemespilus* (Zwergvogelbeere) auf, die nur 1–3 m hoch wird. Im Gegensatz dazu bildet die Streu der Grünerlenblätter einen Mullhumus. Da die Erlen Wurzelknollen besitzen, die Luftstickstoff binden, ist der Boden sehr nährstoffreich. Zugleich ist er feucht. Der Unterwuchs besteht deshalb aus Hochstauden, die auch für die gut gedüngte Lägervegetation um die Almhütten bezeichnend ist. Es sind *Adenostyles-* und *Aconitum*-Arten, *Peucedanum ostruthium, Cicerbita alpinum, Cirsium heterophyllum, Ranunculus aconitifolius* und *R. platanifolius, Epilobium alpestre, Saxifraga rotundifolia, Valeriana tripteris* u. a.

Die hochsubalpine Strauchstufe geht in eine nicht geschlossene *Juniperus communis* ssp. *nana* und vor allem in die *Rhododendron*-Strauchstufe über; auf Kalkboden ist es *Rhododendron hirsutum,* auf kalkarmen Böden dagegen *Rhododendron ferrugineum* (Blätter auf der Unterseite rostfarben).

Als Weideunkräuter (sie werden vom Vieh nicht gefressen) bedecken die etwa kniehohen Alpenrosen oft große Flächen und zeichnen sich durch ihre rote Blütenpracht aus. Bezeichnend für die subalpine Stufe ist auch im kristallinen Gebiet das Vorkommen von oft mächtigen subfossilen Torfschichten, die deutliche Erosionsmerkmale aufweisen.

Kleine *Sphagnum*-Hochmoore kommen noch in wachsendem Zustand in der Fichtenstufe vor. Über der Waldgrenze dagegen ist das Klima für die *Sphagnum*-Arten schon zu kalt. Das Vorkommen der subfossilen Torfschichten ist somit ein Beweis für eine während der postglazialen Wärmezeit höher verlaufende Waldgrenze. Die subalpine Stufe ist somit ein Rückzugsgebiet der Wälder in der postglazialen Nachwärmezeit und die weite Verbreitung der Zwergsträucher in dieser teilweise ein Relikt des früheren Waldunterwuchses, der erhalten geblieben ist, weil er im Winter durch die Schneedecke geschützt wird. Denn obgleich die immergrünen Zwergsträucher höher vorkommen als die Nadelbäume, sind sie weniger frost- und frosttrocknisresistent als die Nadeln der Bäume (ULMER 1937).

Abb. 1.8.6 zeigt, daß der potentielle osmotische Druck ihrer Blätter stark ansteigt und die Blätter absterben, wenn die Schneebedeckung im Winter fehlt. Das gilt sogar für *Loiseleuria procumbens,* die an windexponierten aperen Stellen wächst. Sie kann sich an diesen nur halten, weil zwischen ihren dem Boden anliegenden Zweigen etwas Schnee festgehalten wird, der an sonnigen Tagen taut, so daß die Blätter oder die flachstreichenden Wurzeln immer wieder die Möglichkeit haben, Wasser aufzunehmen; denn frei aufgehängt vertrocknen sie in 15 Tagen (LARCHER 1957).

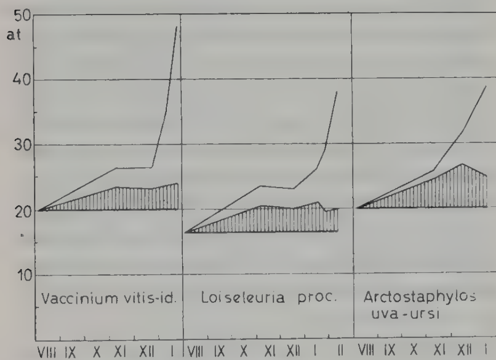


Abb. 1.8.6: Aktive Änderung des osmotischen Wertes im Herbst bei der Abhärtung (schraffiert); obere Kurve Erhöhung des osmotischen Wertes im Winter infolge von Frosttrocknis bei drei alpinen Zwergsträuchern (nach PISEK und SCHIESSEL 1946).

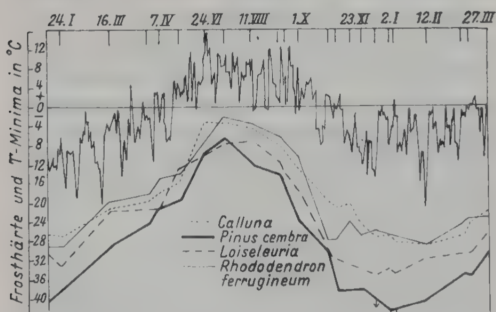


Abb. 1.8.7: Tägliche Tagesminima am Patscherkofel (1960 m NN) bei Innsbruck (oben) sowie Jahresgang der Frosthärte einiger alpiner Zwergsträucher und zum Vergleich der Arve *(Pinus cembra)*. Erläuterung vgl. bei Abb. 1.8.2 (nach ULMER, aus WALTER 1960).

Den Jahresgang der Frosthärte der immergrünen Zwergsträucher im Vergleich zu der von *Pinus cembra* zeigt Abb. 1.8.7.

Im Sommer ist der Wasserhaushalt der Zwergsträucher ausgeglichen (PISEK und CARTELLIERI 1933, PISEK und BERGER 1938, BERGER-LANDEFELDT 1936). Trockene Standorte gibt es in der alpinen Stufe kaum. Denn selbst bei trokken aussehenden Felsflächen oder Geröllhalden ist die Feinerde in den Felsspalten und zwischen dem Geröll immer feucht. In Übereinstimmung damit wurzeln die alpinen Arten nicht tief. Nur bei starker Besonnung oder Wind kann die potentielle Evaporation mit dem Piche-Evaporimeter (grünes Papier) ziemlich hohe Werte bis fast $1\,ml \cdot h^{-1}$ erreichen.

Rhododendron ist gegen eine Transpirationserhöhung durch Wind sehr empfindlich und schließt die Spaltöffnungen, wodurch die Photosynthese schon bei Wind von $1\,m \cdot sec^{-1}$ eingeschränkt wird. Das erklärt uns die Tatsache, daß *Rhododendron* windexponierte Standorte meidet und Mulden, d. h. windstille Lagen bevorzugt (CALDWELL 1970, 1970a, 1970b).

Im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) wurden auf dem Patscherkofel bei Innsbruck in 1980 m NN das Ökosystem einer *Vaccinium*-Heide in einer windgeschützten Mulde mit winterlichem Schneeschutz untersucht. Die floristische Zusammensetzung war: *Vaccinium myrtillus* 3, *V. uliginosum* 2, *V. vitisidaea* 1, *Loiseleuria procumbens* 1, *Calluna vulgaris* 1, *Melampyrum alpestre* 2, Moose 1, Flechten 1 (LARCHER 1977).

Die Abb. 1.8.8 zeigt den Aufbau des Bestandes, den kumulativen Blattflächenindex und die Lichtverhältnisse im Bestand in verschiedener Höhe über dem Boden an einem heiteren Tage sowie bei bedecktem Himmel. Das Klima ist kalt (Jahrestemperatur wenig über 0 °C).

Fröste können in jedem Monat auftreten, doch erreichen die Tagesmaxima in den Som-

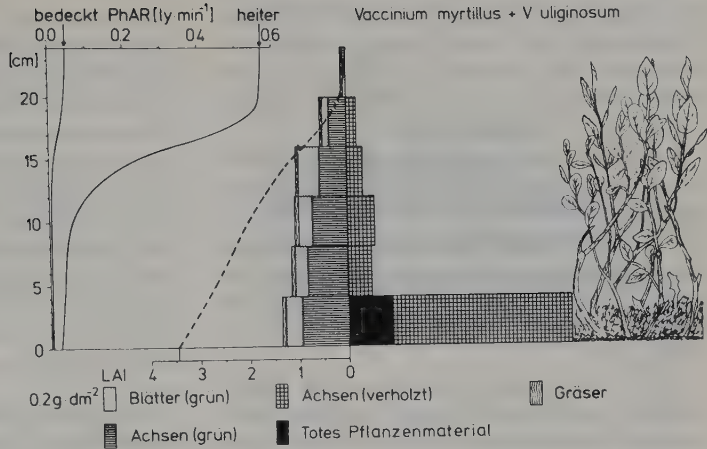


Abb. 1.8.8: Mitte: Phytomasseschichtung der *Vaccinium-* und der *Loiseleuria*-Heide (links assimilierende Teile, rechts nichtassimilierende und tote Teile). Linke Hälfte: Kummulativer Blattflächenindex (LAI, gestrichelt) und Abschwächung des Lichts (PhAR) im Bestand (nach CERNUSCA 1976, aus LARCHER 1977).

mermonaten 20 °C, während das absolute Minimum um −20 °C beträgt.

Der Jahresniederschlag beträgt etwa 900 mm, wobei jeder Sommermonat im Mittel über 100 mm erhält. Der Schnee liegt etwa 6 Monate. Der Wind wird im Bestand selbst bei Sturm stark abgebremst, so daß die Luftfeuchtigkeit im Bestand stets hoch bleibt.

Zum Vergleich wurde außer diesem Bestand (1) noch ein weiterer Bestand (2) in 2000 m NN einer dichten *Loiseleuria*-Heide untersucht, der in stark windexponierter Lage häufig schneefrei ist (schneebedeckt etwa 4–5 Monate). Die Zusammensetzung war: *Vaccinium uliginosum* 1, *V. vitis-idaea* 1, *Loiseleuria* 5, andere Blütenpflanzen nur +, Flechten: *Cetraria islandica* 1, *Alectoria ochroleuca* 1, andere nur +. Ein weiterer Bestand (3) in 2175 m NN war extrem windexponiert und deshalb nur stellenweise und vorübergehend schneebedeckt. Hier herrschte, wie zu erwarten, *Loiseleuria* vor, während die anderen Zwergsträucher kümmerlich entwickelt waren (*Vaccinium uliginosum* 2, *V. vitis-idaea* 1, *Calluna* 1, andere +, auch Moose nur +), während die an solchen Standorten typischen Flechten den Boden bedeckten (*Cetraria islandica* 2, *C. cucculata* 1, *Alectoria ochroleuca* 1, *Cladonia rangiferina* 1, *C. pyxidata* 1, und *Thamnolia vermicularis* u. a. +). Diese Flechten sind auch für die windexponierte Tundra typisch. Die Böden dieser 3 Bestände über schieferigen Biotitgneisen sind sandige, saure Eisenpodzole mit mächtiger Humusauflage, die nur bei (3) schwach ausgebildet sind. Sie haben sich aus früheren Zirben-Waldböden entwickelt. Der Humus wird sehr langsam mineralisiert (Angebot an Stickstoff etwa 3 kg · ha^{-1}, beim Bestand (3) nur ein Drittel davon).

Die Phytomasse der 3 Bestände geht aus folgender Tabelle hervor.

Tab. 1.29: Phytomasse der drei Bestände in g Trockensubstanz pro m^2 der Bestände (1), (2) und (3)

Probefläche	1	2	3
Lebende oberirdische Phytomasse (max.)	983	1105	748
Anhaftende tote Teile	263	123	72
Lebende unterirdische Phytomasse	2443	2200	803
Tote unterirdische Teile	1549	608	56
Gesamte lebende Phytomasse	3426	3305	1551
Zusammen mit toten Teilen	5238	4036	1679
Streu am Boden	819	1080	931

Das Verhältnis von lebender maximaler Phytomasse oberirdisch zu unterirdisch war bei 1 = 1 : 2,5, bei 2 = 1 : 2,0 und bei 3 = 1 : 1,1. Der Anteil der assimilierenden Teile an der lebenden Phytomasse war bei 1 = 55%, bei 2 = 68%, bei 3 nicht berechnet.

Die Bestimmung der Netto-Primärproduktion ist schwierig und gelang nur für die oberirdischen Organe. Sie wird für 1 mit 485 g · m^{-2} und Jahr angegeben, für 2 und 3 mit 317 bzw. 108. Auf den Hektar berechnet wären das 4,8 t, 3,2 t und 1,1 t pro Jahr.

Die Phytomasse dürfte bis auf gewisse Fluktuationen konstant bleiben, d. h. die Bestände stehen mit ihrer Umwelt in einem ökologischen Gleichgewicht, wobei eine Zunahme der Phyto-

masse auch durch Fraß (Wild, Schneehühner, Arthropoden) und durch gewisse Substanzverluste im Winter (Abfrieren und Vertrocknen der über den Schnee herausragenden Teile) verhindert wird.

Das Photosynthesevermögen ist pro Blattfläche bei den sommergrünen und immergrünen Zwergstraucharten gleich, bei Bezug auf das Trockengewicht der Blätter ist es bei den sommergrünen Zwergsträuchern ähnlich dem der weichblättrigen sommergrünen Holzarten, bei den immergrünen vergleichbar mit dem der Nadelholzarten.

Das flache Temperaturoptimum der Photosynthese liegt bei den Ericaceen zwischen 10 °C und 30 °C und entspricht den an trüben und klaren Tagen üblichen Temperaturen in den Beständen; das Temperaturminimum der CO_2-Assimilation ist bei unterkühlten Blättern −5 °C bis −6 °C. Überhitzung der Blätter kommt kaum vor, ebenso wie eine Einschränkung der Photosynthese infolge von Wassermangel. Zwar ist die Wasserversorgung während der Vegetationszeit ausreichend und die gesamte transpirierte Wassermenge entspricht 100–200 mm, aber während Föhnperioden wurde eine Transpirationseinschränkung beobachtet. Im Winter ist die kutikuläre Transpiration sehr niedrig.

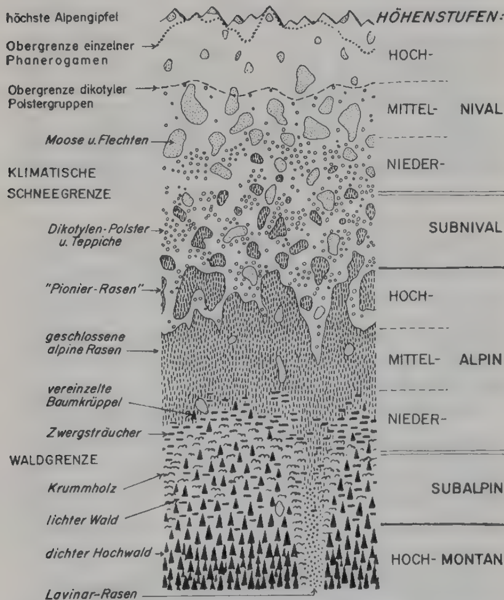


Abb. 1.8.9: Vegetationsgliederung in den Nordalpen von der montanen bis in die nivale Stufe (nach Reisigl und Pitschmann, aus Ellenberg 1982).

Hitzeschäden während des Sommers werden höchstens bei einzelnen Sprossen über locker liegenden Steinen oder über vegetationslosen Rohhumusdecken beobachtet. Kälteschäden im Winter können nur im aperen Zustand eintreten. Die Abhärtung schützt die Pflanzen vor Frostschäden; Spätfröste nach der Enthärtung können dagegen gefährlich sein. Schäden durch Frosttrocknis sind schwer nachzuweisen; meist werden die Schäden durch das Zusammenwirken mehrerer Faktoren bewirkt. Völlig frosthart sind insbesondere die arktisch-alpinen Arten *Loiseleuria procumbens* und *Vaccinium uliginosum.*

Die Atmung ist zur Zeit des Hauptwachstums deutlich überhöht. Um diese Zeit sinkt bei der fettspeichernden *Loiseleuria* der Atmungskoeffizient auf 0,8 bis 0,9 und steigt nach Abschluß des intensiven Wachstums wieder auf 1.

Der Wirkungsgrad der Netto-Primärproduktion ist während der Vegetationszeit bei der Zwergstrauchheide 0,9%, bei der dichten *Loiseleuria*-Heide 0,7% und bei dem offenen Bestand 0,3% der photosynthetisch aktiven Einstrahlung.

Die Ericaceen speichern neben Stärke reichlich Fett, doch wird letzteres nur teilweise mobilisiert; der größere Teil bleibt in den abgestorbenen Teilen. Auf die ersten Frostwechseltage reagieren die Zwergsträucher sofort mit der Umwandlung eines großen Teiles der Stärke in Zucker, wobei *Loiseleuria* sich durch Anthocyan rötlich färbt.

Genauere Angaben werden auch über den relativ geringen Mineralstoffumsatz dieser auf armen Böden wachsenden, aschenarmen Pflanzengesellschaften gemacht.

5-jähriger Düngungsversuch mit mäßiger NPK-Düngung förderte das Sproß- und Blattwachstum der Zwergsträucher, vor allem der sommergrünen *Vaccinium*-Arten. Aber zugleich wurden sie anfälliger für Schneeschimmelbefall und weniger frostresistent, weil sie verfrüht austrieben und die Knospenreife sich verspätete. Es handelte sich um gut angepaßte Arten, die sehr sensibel gegen jegliche Veränderung sind, vor allen Dingen auch eine mechanische Beanspruchung durch sportliche Aktivitäten nicht vertragen (Körner 1984).

Die alpine Stufe

Die Höhenstufen am Nordrand der Alpen nach Reisigl und Pitschmann (1958, 1959) zeigt Abb. 1.8.9. Wir würden davon abweichend den

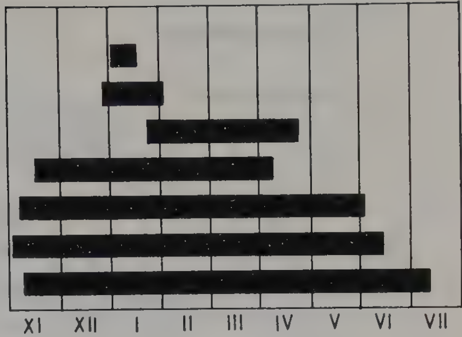


Abb. 1.8.10: Mittlere Dauer der Schneebedekkung (> 5 cm hoch) für einige Pflanzengesellschaften bei Obergurgl in Tirol (nach TURNER aus WALTER 1968).

«lichten Wald» als anthropogen bedingt betrachten und als subalpin das Krummholz mit den Zwergsträuchern bezeichnen (über der natürlichen Waldgrenze).

Für die alpine Stufe sind verschiedene alpine Rasen typisch, die den Boden bis auf Felsbiotope noch geschlossen bedecken. Aber hier macht sich das bereits erwähnte Kleinmosaik bemerkbar, das durch die lokale Aperzeit, bzw. Schneebedeckung, bedingt wird (Abb. 1.8.10).

Theoretisch müßte bei sehr angeglichenem Relief und tiefgründigen Böden bei langsam zunehmender Höhe die Aperzeit, d. h. das Fehlen einer Schneebedeckung, ständig abnehmen (Abb. 1.8.11). Entsprechend würde die Produktivität der alpinen Rasen ebenfalls ständig abnehmen, d. h. auf zunächst sehr üppige Rasen mit *Carex ferruginea,* Grasarten und vielen Kräutern würden niedrige Rasen vor allem mit *Carex curvula* und wenigen Kräutern folgen, dann bei sehr kurzer Aperzeit von nur 2 Monaten eine Schneebodenvegetation mit einem Teppich aus *Salix herbacea,* deren Blättchen dem Boden direkt aufliegen, während das verholzte unterirdische Sproßsystem reich verzweigt ist, so daß die Blätter einen geschlossenen Rasen bilden. Nur nach schneearmen Wintern und heißen Sommern bei einer Aperzeit von 3 Monaten gelangt diese Weide zur Blüte und fruchtet. Sie bleibt aber selbst bei einer Aperzeit von nur 8 Wochen am Leben. Begleitet wird sie von winzigen krautigen Arten (vgl. Schneetälchen). Verkürzt sich die Aperzeit noch mehr, dann entwickelt sich nur noch eine Moosdecke mit *Polytrichum norvegicum (= P. sexangulare)* und schließlich nur noch das mykotrophe Lebermoos, *Anthelia juratzkana,* bis die Grenze des ewigen Schnees erreicht ist. Aber diese theoretische alpine Höhenstufenfolge ist in den Alpen nicht verwirklicht.[1] Denn durch das unruhige Gebirgsrelief, die unregelmäßige Ablagerung des Schnees, die Bedeutung der Exposition und die wechselnden Böden können zahlreiche und

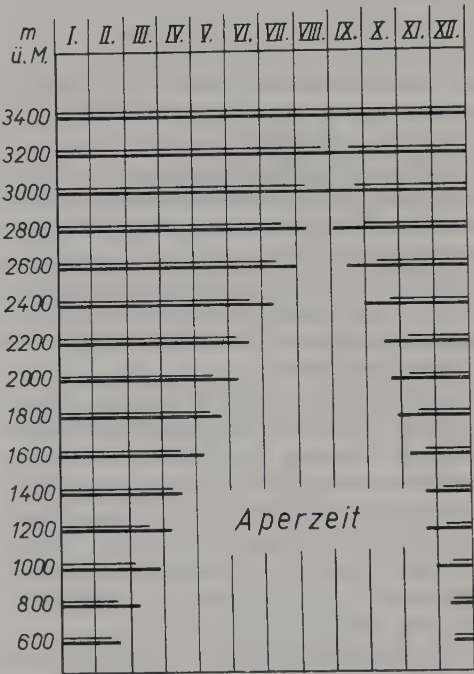


Abb. 1.8.11: Mittlere Dauer der Schneedecke und der Aperzeit in verschiedenen Höhenlagen des mittleren Inntales (nach KERNER, aus WALTER 1968). Dünne Linie: an Sonnhängen, dicke: an Schatthängen.

---

[1] In den Skandinavischen Gebirgen mit sehr ausgeglichenem Relief ist es eher der Fall. Doch wird auch dort unterhalb der Schneegrenze die Pflanzendecke durch Solifluktion gestört. Auf kleinstem Raum findet man diese durch Verkürzung der Aperzeit bedingte Zonation sehr ausgeprägt bei den «Schneetälchen» (p. 116).

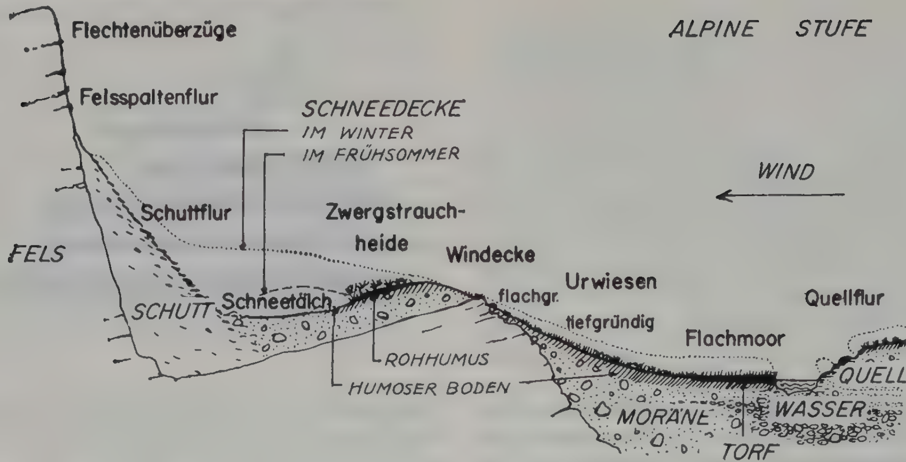


Abb. 1.8.12: Standorts- und Vegetationsmosaik in der alpinen Stufe auf kleinem Raum, schematisch (nach Ellenberg 1982).

sehr unterschiedliche Biotope auf kleinstem Raum entstehen (Kronfuss 1967), die Ellenberg schematisch auf Abb. 1.8.12 darstellt. Auch über der klimatischen Schneegrenze in der nivalen Stufe sind an Steilhängen und Felswänden mehr oder weniger lange apere Nischen vorhanden, die von Arten der nivalen Flora besetzt werden, denn sie erwärmen sich in Südexposition im Sommer beträchtlich. Eine Übersicht der natürlichen Gliederung gibt an drei Profilen Abb. 1.8.13.

Von Holzpflanzen sind in der alpinen Stufe außer der erwähnten *Salix herbacea* vor allem auf spaltenreichem Kalkgestein verschiedene Spalierweiden vorhanden, deren Sprosse dem Boden anliegen, so daß die Blätter die günstigen Temperaturverhältnisse an der Felsoberfläche ausnutzen können, wie überhaupt alle Arten der alpinen Stufe sich in Hochlagen kaum über die Bodenoberfläche erheben.

Für die Pflanzen ist die von Meteorologen in 2 m Höhe gemessene Lufttemperatur ohne Bedeutung, sondern nur das Mikroklima in Bodennähe oder richtiger die Temperatur ihrer Organe. Blattemperaturen von 20 °C werden in der Sonne oft erreicht. Die Extrem-Temperaturen bei Windstille überschreiten 30 °C bis über 40 °C (Larcher und Wagner 1976), doch Hitzeschäden wurden nicht beobachtet. Wind hat eine kühlende Wirkung. Polsterpflanzen erwärmen sich stärker als einzelne aufrechte Sprosse, bei *Sempervivum* wurden 54 °C gemessen. Jeder Bergsteiger kennt selbst in der nivalen Stufe warme, sonnige und windstille Nischen. In einer solchen wurde in den Alpen noch in 4275 m NN der Gletscherhahnenfuß *(Ranunculus glacialis)* gefunden. Es ist deshalb verständlich, daß man zwischen Kalkfelsen an sonnigen Standorten in 2000–2100 m NN Arten unserer Steppenheiden findet, die submediterrane Elemente sind, wie *Teucrium montanum, Thalictrum minus, Hippocrepis comosa, Prunella grandiflora, Cotoneaster integerrima* u. a. (Meusel 1952); wie überhaupt viele Arten der unteren alpinen Rasen genetisch Steppenelemente sind und von Arten periglazialer Steppen der Glazialzeit abstammen dürften. Denn ihnen genügen zur Entwicklung 4 günstige Sommermonate (Walter 1975). Solche Elemente sind wohl unter den Gräsern die *Helictotrichon-, Festuca-* und *Koeleria*-Arten, unter den Leguminosen die *Astragalus-, Oxytropis-, Coronilla*-Arten, unter den Compositen vor allem das Edelweiß *Leontopodium alpinum,* dessen Verwandte in Asien Steppenpflanzen sind, aber auch *Aster alpinus* (in sibirischen Steppen verbreitet) ist nahe verwandt mit *Aster amellus* der Steppenheide oder *Pulsatilla-* und *Stachys*-Arten; dasselbe dürfte auch für Arten der Gattungen *Crocus, Anthericum, Linum, Helianthemum, Bupleurum, Scabiosa* gelten, die genetisch mediterrane Elemente sind.

Im Gegensatz dazu sind andere Arten in kalten Nischen arktische Elemente, Relikte aus den Glazialzeiten des Pleistozäns wie *Trisetum spicatum, Ranunculus glacialis, Arabis alpina, Arctous alpina, Loiseleuria procumbens* (Arealkar-

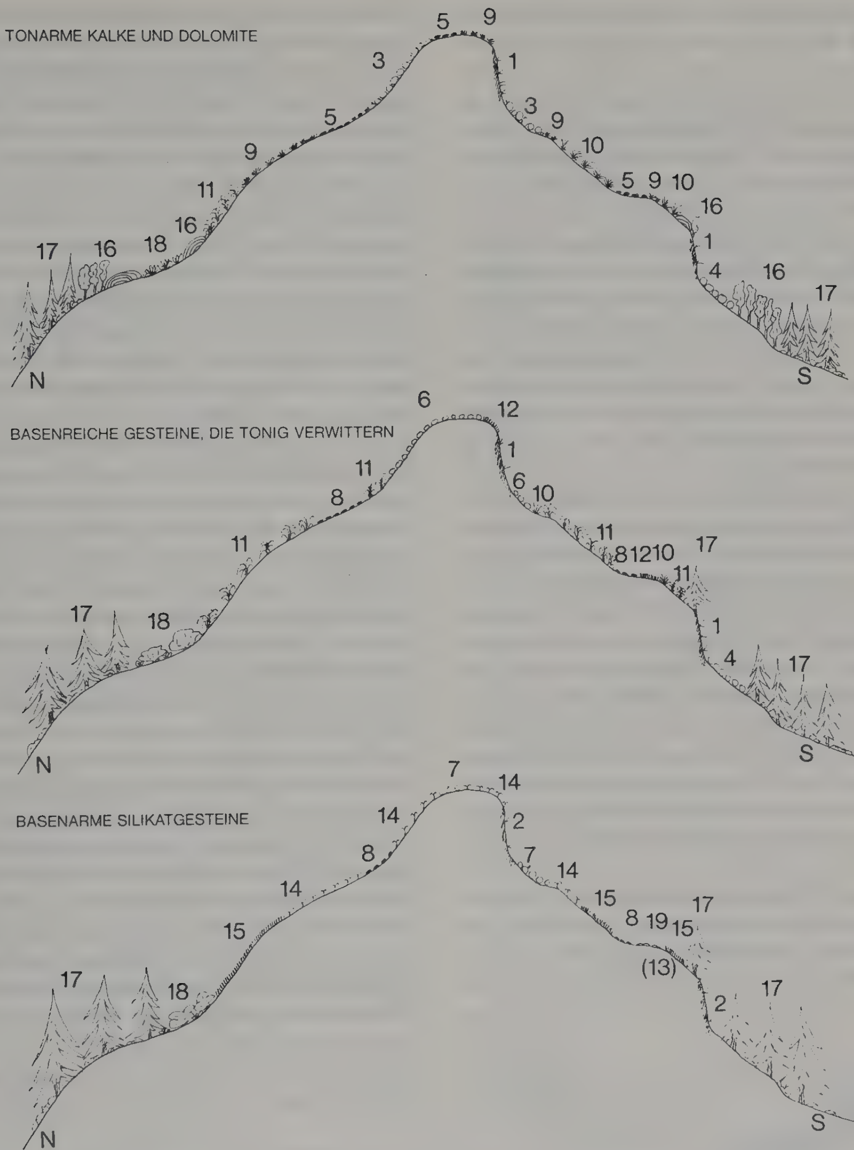


Abb. 1.8.13: Übersicht über die natürlichen Gesellschaften in der alpinen und oberen subalpinen Stufe der Alpen (nach LANDOLT 1977).
Felsgesellschaften: 1 Kalkfelsfluren (Potentiollion calescentis), 2 Silikatfelsfluren (Androsacion vandellii); *Geröll-, Ruhschutt-, Schneeflächengesellschaften:* 3 Alpine Kalkgeröllfluren (Thlaspion rotundifolii), 4 Subalpine Kalkgeröllfluren (Petasition paradoxi), 5 Kalkschneebodenfluren (Arabidion coeruleae), 6 Kalksilikatschuttfluren (Drabion hoppeanae), 7 Silikatschuttfluren (Androsacion alpinae), 8 Schneetälchengesellschaften (Salicion herbaceae); *Rasen:* 9 Polsterseggenrasen (Caricion firmae), 10 Blaugrashalden (Seslerion coeruleae), 11 Rostseggenhalden (Caricion ferrugineae), 12 Nacktriedrasen (Elynion), 13 Buntschwingelhalden (Festucion variae; nur Südalpen), 14 Krummseggenrasen (Caricion curvulae), 15 Borstgrasrasen (Nardion); *Wälder, Gehölze:* 16 Bergföhrenwälder und -gebüsche (Erico-Pinion), 17 Heidelbeer-Nadelwälder (Vaccinio-Piceion); Randketten der Alpen: Fichtenwälder; untere subalpine Stufe der inneren Ketten: Fichtenwälder mit Lärche; obere subalpine Stufe der Innenketten: Lärchen- und Arvenwälder, 18 Hochstaudenfluren mit Grünerlengebüschen (Adenostylion; auf tonarmem Kalk fehlt die Grünerle), 19 Alpenazaleen-Bestände (Loiseleurio-Vaccinion).

te bei WALTER-STRAKA 1970), aber auch *Salix herbacea, Dryas octopetala, Saxifraga oppositifolia* u. a. m.

Viele Gebirgssippen sind nahe verwandt mit Tieflandsippen. Oft kann man sie als alpine Ökotypen von Tieflandformen betrachten (*Phleum, Anthyllis, Lotus, Campanula* u. a., vgl. Liste bei LANDOLT 1967).

Die eigentlichen alpinen Rasengesellschaften am Nordrand der Kalkalpen sind auf tiefgründigen Böden das Caricetum ferrugineae und Festuco-Trifolietum thalii, auf flachgründigeren das Seslerio-Caricetum sempervirentis, auf windexponierten Biotopen die Elyneten und auf Kalkfelsen das Caricetum firmae. In letzterem findet man hauptsächlich die oben genannten Steppenelemente.

Auf saurem Gestein und in Hochlagen mit kürzerer Aperzeit ist vor allem *Carex curvula* die Rasenflächen bildende Art, während die weitverbreiteten Borstgrasrasen *(Nardus stricta)*, als Nardeten bezeichnet, meist durch Überstokkung degradierte Weideflächen sind. Die Wurzelsysteme von solchen Grasnarben in den Alpen untersuchte ROCHOW (1956), entsprechend in den Rocky Mountains HOCK (1941) und im Kaukasus SENNJENOVA (1948). Bei kürzerer Aperzeit fallen die Schneeböden auf Kalkgestein durch weiß-blühenden *Ranunculus alpestris* auf, auf sauren Böden die *Salix herbacea*-Rasen.

Die Auswirkung einer stark verkürzten Aperzeit läßt sich besonders eindrucksvoll an der Zonation der *Schneetälchen* erkennen.

Man findet sie am besten eng begrenzt ausgebildet in der oberen alpinen Stufe der aus Silikatgesteinen aufgebauten Gebirgsketten der Alpen. Sie liegen meist am Fuße von Nordhängen, dort, wo sich im Winter viel Schnee ansammelt, der im Sommer nur langsam abtaut und nach und nach die Fläche vom unteren Rande her freigibt. Es lassen sich deshalb eine Reihe von Zonen mit abnehmender Aperzeit unterscheiden in der Richtung zum Schneerest hin (Abb. 1.8.14). Die Wachstumsbedingungen sind an diesem Standort, mit Ausnahme der kurzen Aperzeit und der durch das Schmelzwasser und die Nordlage bedingten relativ tiefen Temperatur, günstig; denn der Boden ist stets gut durchfeuchtet, relativ nährstoffreich und nur schwach sauer. Dort, wo die Aperzeit über 3 Monate beträgt, bildet sich ein normaler Krummseggenrasen (Curvuletum) aus mit dominierender *Carex curvula*. Verkürzt sich die Aperzeit, so kommt zunächst in größerer Zahl *Ligusticum mutellina* hinzu, darauf *Gnaphalium supinum*, wobei sich gleichzeitig die typische Schneetälchen-Art, *Salix herbacea*, hinzugesellt, die bald zur vorherrschenden Art wird. Dieses Salicetum herbaceae bildet die eigentliche Gesellschaft des Schneetälchens und kommt im Extrem noch mit der Aperzeit von 8 Wochen aus. Bei einer so kurzen Vegetationszeit sind die Möglichkeiten zur Produktion von organischer Substanz sehr beschränkt. Infolgedessen müssen alle nicht an der Produktion beteiligten Organe der Pflanze möglichst reduziert werden. Das sind insbesondere die Stengel, vor allen Dingen die verholzenden Sprosse. Sie sind bei *Salix herbacea* so stark reduziert, daß sie sich nicht über die Erdoberfläche erheben, und die Blätter dieser Holzpflanze direkt dem Boden

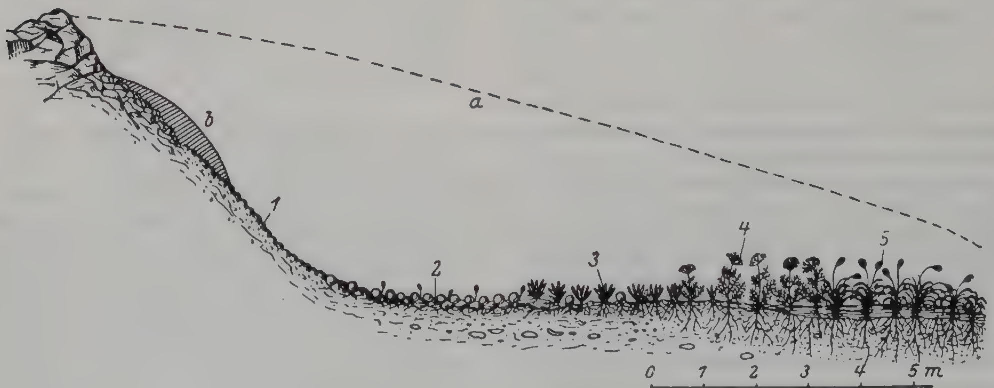


Abb. 1.8.14: Zonierung in einem Schneetälchen (nach BRAUN-BLANQUET, aus ELLENBERG 1982). a Winterschneedecke, b Schneerest Ende Juli, 1 Polytrichetum sexangulare, 2 Salicetum herbaceae, 3 desgl. mit *Gnaphalium supinum*, 4 desgl. mit *Ligusticum mutellina*, 5 Caricetum curvulae.

aufliegen. Das unterirdische Sproßsystem verzweigt sich stark, dadurch bilden die Blätter einen geschlossenen Rasen über dem Boden. Für die Blüten und Früchte wird soviel Substanz gebraucht, daß die Weide nur zur Blüte gelangt, wenn die Aperzeit nach schneearmen Wintern oder besonders heißen Sommern 3 Monate beträgt. Auch alle anderen krautigen Arten des Salicetum herbaceae, wie *Gnaphalium supinum, Alchemilla pentaphylla, Arenaria biflora, Soldanella pusilla, Sibbaldia procumbens,* zeichnen sich durch ihre Kleinheit und eine möglichst starke Reduktion der Achsenorgane aus. Das Wurzelsystem ist schwach ausgebildet, da der Boden immer bis an die Oberfläche gut durchfeuchtet ist. In das typische Salicetum herbaceae dringen auch Moose ein, vor allen Dingen *Polytrichum sexangulare* (= *norvegicum*). Wird die Aperzeit noch kürzer, dann kann keine Angiosperme die für ihre Erhaltung notwendige Substanz bilden. Moose dagegen wirtschaften sparsamer. Sie brauchen keine Wurzeln auszubilden, der Anteil der Stengelmasse ist bei ihnen ebenfalls geringer, so daß praktisch alle Pflanzenteile assimilieren. Auch für die Ausbildung der generativen Organe und der Kapsel (die etwas CO_2 assimiliert) sowie der Sporen wird wenig Substanz gebraucht. Deshalb löst mit weiterer Verkürzung der Vegetationszeit die Moosgesellschaft (Polytrichetum norvegici = sexangularis) das Salicetum herbaceae ab, wobei sich zu *Polytrichum* noch einige andere Moose hinzugesellen, vor allen Dingen ein mycotrophes Lebermoos *Anthelia juratzkana,* das in Symbiose mit einem Pilz lebt und selbst wie ein schimmeliger Überzug des Bodens aussieht. Es ernährt sich wohl hauptsächlich heterotroph von der organischen Substanz des Bodens und findet sich noch dort, wo selbst für die normalen Moose die Aperzeit zu kurz ist.

Aber ökophysiologische Untersuchungen haben das nicht bestätigt. Sie liegen für *Polytrichum norvegicum (sexangulare)* und *Anthelia juratzkana* vor, aber nicht aus den Alpen, sondern aus den Skandinavischen Gebirgen (Lösch et al. 1983). Der weiße Überzug auf *Anthelia* wurde von K. Müller (in Rabenhorst Kryptogamenflora 1912/16) einem mykorrhizaähnlichem Pilz zugeschrieben, doch könnte es sich nur um eine Ausscheidung handeln; dagegen stammt der Schleim von einer symbiontischen *Gloeocapsa* (Cyanophycee). Der Lichtkompensationspunkt ist $10\,\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ bei 2 °C und erhöht sich bei steigender Temperatur; Lichtsättigung ist bei $300\,\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ auch bei *Polytrichum.* Bei optimaler Temperatur (6–11 °C) und Lichtsättigung beträgt die CO_2-Assimilation von *Anthelia* 0,7 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$ und bei *Polytrichum* das Doppelte. *Anthelia* hält im Dunkeln unter kalten feuchten Bedingungen 9 Monate ohne Schaden aus, aber die Photosynthese ist zunächst infolge von stärkerer Atmung etwas erniedrigt. *Polytrichum* verträgt eine so lange Dunkelheit nicht. Man erkennt, daß *Anthelia* gut an die lange Winternacht im Norden und die kurze Aperzeit am Rande des ewigen Schnees angepaßt ist.

Interessante Biotope sind auch die senkrechten Felswände, in deren Spalten einzelne Pflanzen wurzeln. An Kalkwänden ist es *Potentilla caulescens* mit verschiedenen Farnen, an Silikatfelsen die besonders auffallende *Androsace helvetica* mit sehr dichten halbkugeligen Polstern, deren Pfahlwurzel in die Felsspalte tief eindringt. Solche Polsterpflanzen sind eine Anpassung an stürmische Winde; denn innerhalb des Polsters ist ein feuchter windstiller Raum, wodurch die Transpirationsverluste vermindert werden. Besonders auffallend sind solche großen Polster (wie ruhende Schafe aussehend) in den Gebirgen Neuseelands, aber auch in der Zone der ständigen, starken Westwinde Patagoniens (vgl. Band 4).

Eine weitere ökologisch interessante Gruppe sind die Pflanzen, die sich auf noch in Bewegung befindlichen Schutt- oder Geröllhalden ansiedeln. Sie müssen sich an das unstabile Substrat anpassen, was auf ganz verschiedene Weise er-

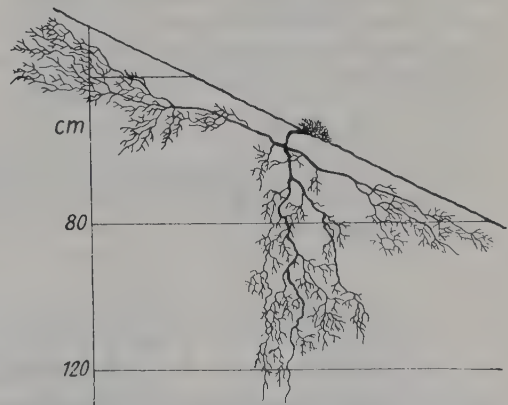
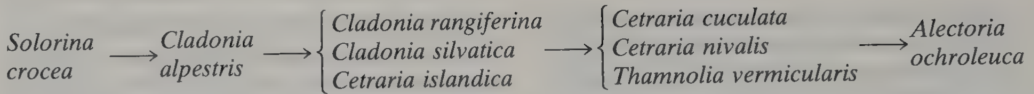


Abb. 1.8.15: Wurzelsystem von *Paronychia jamesii* auf einer Geröllhalde der Rocky Mountains. Die weitstreichenden Wurzeln tragen zur Festigung des Boden bei (nach Weaver, aus Walter 1960).



folgt (Somson 1984). Man unterscheidet Schuttwanderer, die ständig ihren Wuchsort verlegen, Schuttüberkriecher, die oberirdische Ausläufer bilden, Schuttstrecker, die, wenn sie zugeschüttet werden, ihre Sprosse verlängern, um wieder die Oberfläche zu erreichen, die Schuttdecker, zu denen z. B. die Spalierweiden gehören und die Schuttstauer, die sich durch ein dichtes Wurzelsystem im Schutt verankern und damit die Bewegung des Schutts bremsen. Ein typisches Wurzelsystem von solchen Arten zeigt Abb. 1.8.15.

Wie der Wind die Aperzeit beeinflußt, zeigt die Abb. 1.8.16. Steinige, vom Wind aper gehaltene Flächen sind meistens mit Flechten bedeckt. Aber auch bei diesen kann man folgende Reihe mit abnehmender Schneebedeckung unterscheiden: (Schema siehe oben)

Da die Böden in der alpinen Stufe sehr flachgründig sind, spielt die chemische Zusammensetzung der Gesteine für die Verbreitung der Pflanzen eine große Rolle. Die Flora der Kalkalpen unterscheidet sich sehr stark von der Flora der Zentralalpen mit anstehenden silikatischen Gesteinen. Darauf hat bereits Unger 1836 hingewiesen (vgl. Walter 1960). Folgende Liste nach Gams (1961) zeigt die für verschiedene Biotope typischen Arten in Abhängigkeit vom Kalkgehalt bzw. der Bodenazidität der Gesteine. Auffallend ist die große Zahl der vikariierenden Arten, die zu gleichen Gattungen gehören (vgl. *Asplenium, Primula, Sedum, Cerastium* u. a.): (Tab. 1.30 siehe nächste Seite)

Zwischen vikariierenden Arten und edaphischen Ökotypen ist ein gleitender Übergang. *Gentiana clusii* und *G. kochiana* hat Linné als eine Art *Gentiana acaulis* angesehen. Schließt man sich dieser Ansicht an, dann wären die heutigen 2 Arten nur edaphische Ökotypen. Auch die beiden *Rhododendron*-Arten sind nicht genetisch isoliert, denn sie bilden miteinander Bastarde.

Die Ursachen für die Bodenabhängigkeit der Arten und Pflanzengesellschaften sind sehr verschiedener Art, wie genaue vergleichende Untersuchungen der Arten eines kalkholden Seslerietums coeruleae und eines kalkmeidenden Nardetums zeigten, wobei auch Keim-, Verpflanzungs- und Konkurrenzversuche durchgeführt wurden (Gigon 1971): Kalk- und Silikatböden unterscheiden sich nicht nur durch ihren Bodenchemismus, sondern Kalkböden sind zugleich auch wärmer, aber trockener, ihre Bodenreaktion ist neutral bis alkalisch (pH = 6,8–7,5, gegenüber etwa 4,7–5,6 der Silikatböden). Der mineralisierte Stickstoff liegt in Kalkböden ausschließlich als Nitrat (um 20 kgN $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1}), in Silikatböden vorwiegend als Ammonium (etwa 10 kg N $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1}) vor.

Bezüglich des aufnehmbaren Phosphats besteht kein wesentlicher Unterschied, der Gehalt an aufnehmbarem Kalium ist bei Silikatböden 1,5–2mal größer, dagegen enthalten die Kalkböden an austauschbarem Ca 10–20mal und an austauschbarem Mg etwa 5–10mal soviel wie die Silikatböden. Der Basensättigungsgrad beträgt bei Kalkböden 71–100%, dagegen bei Silikatböden nur 2–18%. Gigon fand, daß von den 69 Arten des Nardetums 23 Arten auf Karbonatboden nicht wuchsen, z. B. *Nardus, Geum monta-*

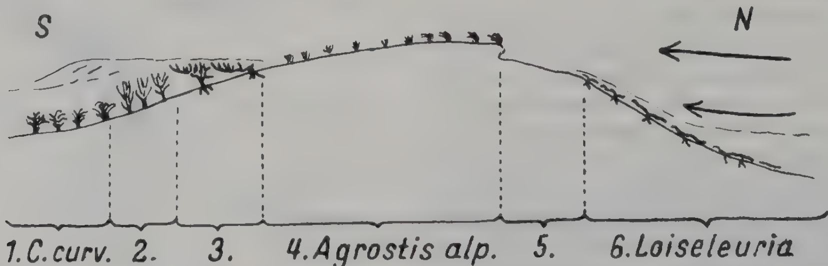


Abb. 1.8.16: Vegetationsgliederung in Abhängigkeit von der Schneebedeckung auf einem windgefegten Buckel am Bernina-Paß 2328 m NN (nach Brockmann-Jerosch). 1 *Carex curvula*-Bestand (apert spät aus), 2 *Vaccinium uliginosum* (unter sicherer Schneedecke), 3 *Juniperus*, stärker exponiert und windgeschoren, 4 *Agrostis alpina*-Bestand, durch Wind ausgeblasen und angerissen (5), 6 *Loiseleuria*-Bestand, kaum von Schnee bedeckt, meist aper (aus Walter 1960).

Tab. 1.30: Basiphile und acidophile Arten verschiedener Standorte und Pflanzengesellschaften der Alpen (nach Gams 1961)

	Vorzugsweise auf Karbonatgestein	± indifferent oder neutrales Gestein vorziehend	Silikatgestein vorziehend
Laubmoose:	*Distichium capillaceum* *Encalypta streptocarpa*	*Tortella tortuosa* *Amphidium mougeotii*	*Bartramia*-Arten *Schistostega pennata* (Leuchtmoos)
Farne:	*Asplenium ruta-muraria* und *A. viride* *Cystopteris* spp.	*Asplenium trichomanes* *Cystopteris fragilis* *Woodsia alpina*	*Asplenium septentrionale*, *Polypodium vulgare*
Rosetten-Stauden:	*Primula auricula* *Draba tomentosa*	*Dianthus silvester* *Draba dubia*	*Primula hirsuta*
Langsproß-Stauden:	*Potentilla caulescens* *Hieracium humile*	*Valeriana tripteris* *Viola biflora*	*Bupleurum stellatum* *Hieracium amplexicaule*
Polsterpflanzen:	*Aretia (= Androsace) helvetica* *Petrocallis pyrenaica*	*Saxifraga moschata* und *S. oppositifolia*	*Saxifraga exarata* und *S. bryoides*
Fettpflanzen:	*Sedum album* und *S. atratum*	*Sedum dasyphyllum* *Saxifraga aizoon* *Sempervivum arachnoideum*	*Sedum annuum* *Saxifraga cotyledon* *Sempervivum montanum*
Schutt-wanderer:	*Lastrea (= Dryopteris) robertiana* *Trisetum distichophyllum* *Thlaspi rotundifolium* *Valeriana montana* u. *V. supina* *Petasites paradoxus*	*Poa nemoralis* *Rumex scutatus* *Viola calcarata* *Hieracium staticifolium*	*Calamagrostis villosa* und *C. tenella* *Achillea moschata*
Schutt-überkriecher:	*Arabis alpina* *Cerastium latifolium* *Galium helveticum*	*Silene alpina* *Cerastium strictum* *Linaria alpina*	*Arenaria biflora* *Cerastium uniflorum* *Trifolium pallescens*
Schuttstrecker:	*Dryopteris villarsii* *Rumex nivalis* *Doronicum grandiflorum*	*Oxyria digyna*	*Cryptogramma crispa* *Doronicum clusii*
Schuttdecker:	*Gypsophila repens* *Saxifraga biflora*	*Saxifraga oppositifolia* *Salix retusa* und *S. serpyllifolia*	*Salix herbacea*
Schuttstauer:	*Sesleria varia* *Carex firma* *Juncus monanthos* *Hutchinsia alpina* *Ranunculus parnassifolius* *Papaver sendtneri* *Athamanta cretensis* *Leontodon montanus*	*Festuca violacea* *Carex sempervirens* *Juncus jacquinii* *Hutchinsia brevicaulis* *Ranunculus glacialis* *Carduus defloratus*	*Poa laxa* *Luzula spadicea* *Juncus trifidus* *Peucedanum ostruthium* *Hieracium intybaceum*
Matten der alpinen Stufe	Agrostetum alpinae Seslerietum variae	Festucetum violaceae Caricetum sempervirentis	Festucetum halleri
Matten der höheren Stufen	Festucetum pumilae Caricetum firmae	Elynetum myosuroidis Juncetum jacquinii	Caricetum curvulae Juncetum trifidi
Sekundäre Grasheiden der Waldstufen	Caricetum ferrugineae und C. albae	Seslerio-Sempervireta Brachypodietum pinnati	Nardetum strictae Festucetum ovinae

num, Arnica montana, wohl infolge des Bodenchemismus, 7 Arten können auf Karbonatböden wachsen, aber nicht im Seslerietum, wohl infolge der Konkurrenz. Von den 60 Arten des Seslerietums können nur 7 Arten nicht auf Silikatböden wachsen (z. B. *Saxifraga caesia, Helianthemum alpestre;* Ursache Bodenchemismus), 22 Arten kommen auf Silikatböden vor, aber nicht im Nardetum z. B. (*Sesleria coerulea, Daphne striata, Aster alpinus, Erica carnea;* Ursache Konkurrenz). 30 Arten können sowohl im Seslerietum als auch im Nardetum wachsen, aber bei 17 Arten sind es verschiedene Ökotypen (z. B. bei *Carex sempervirens, Myosotis alpestris, Lotus alpinus, Poa alpina, Polygonum viviparum*).

Der Mineralstoffgehalt der vikariierenden Arten ist meist verschieden. Merkwürdigerweise findet man jedoch bei den nahe verwandten vikariierenden *Rhododendron hirsutum* auf Kalkböden und *Rh. ferrugineum* auf Silikatböden keine Unterschiede im Gehalt an K, Ca und Mg (Kinzel und Horak 1968), vielleicht ist in diesem Fall die Art des N-Angebots maßgebend. Die Stickstoffnachlieferung ist ein wichtiger Faktor. Sie beeinflußt auch die morphologisch-anatomische Struktur der Arten. Alpine Arten werden häufig als xeromorph bezeichnet. Das ist bei der guten Wasserversorgung falsch. Sie sind peinomorph, d. h. die scheinbare Xeromorphie ist auf Mangel an Stickstoff zurückzuführen, dessen Aufnahme durch niedrige Bodentemperaturen erschwert wird, so daß nur auf stark gedüngten Flächen den Pflanzen Stickstoff in genügender Menge zur Verfügung steht. Solche Flächen sind um die Almen herum verbreitet, dort wo das Vieh lagert. Diese Lägerflora besteht aus vielen Hochstauden, meist giftigen Arten, die vom Vieh nicht gefressen werden. Große Bestände bildet *Rumex alpinus* auf den mit Gülle gedüngten Hängen. Alle diese Arten sind sehr «hygromorph». Sie sind auch für Wild-Läger typisch, die ebenfalls gedüngt sind, und heben sich unter denselben Klimabedingungen scharf von den peinomorphen Arten auf stickstoffarmen Böden ab.

Die Lägerböden sind so stark gedüngt, daß die Nachlieferung von mineralischem Stickstoff bis zu 250 kg pro Hektar und Jahr beträgt und die Stoffproduktion 5 t TG $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1} erreicht. Ebenso hohe Werte wurden auch für das Grünerlengebüsch (Alnetum viridis) festgestellt. Sonst sind die Werte für die Stickstoffnachlieferung besonders niedrig. Das geht aus den Untersuchungen von Rehder (1970) hervor, die sich mit dem N-Angebot der obersten Bodenschicht von 20 Rasen- und Zwergstrauchbeständen in 1800–2000 m NN der nördlichen Kalkalpen beschäftigte und anschließend den Nährstoffkreislauf der alpinen Ökosysteme untersuchte (Rehder 1976, Gökçeoğlu et al. 1977). Es zeigte sich, daß man nach dem N-Angebot vier ökologische Artengruppen unterscheiden kann: 1. die *Vaccinium*-Gruppe auf kalkarmen und stickstoffarmen Böden, 2. die *Dryas*-Gruppe auf kalkreichen, aber N-armen Böden, 3. die *Carduus defloratus*-Gruppe auf kalk- und N-reichen Böden, 4. die *Poa alpina*-Gruppe auf kalkärmeren, aber N-reichen Böden.

Die Produktion von etwa 300 g $\cdot$ m^{-2} $\cdot$ a^{-1} (3 t $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1}) findet man sowohl bei niedrigem als auch hohem N-Angebot; nur bei sehr hohem N-Angebot kann die Produktion auf 500 g $\cdot$ m^{-2} $\cdot$ a^{-1} (5 t $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1}) steigen.

Hinsichtlich der maximalen oberirdischen Phytomasse (250–340 g $\cdot$ m^{-2}) und dem jährlichen Zuwachs von 100–300 g $\cdot$ m^{-2} sowie der Wurzelmasse unterscheiden sich kalkreiche und kalkarme alpine Rasengesellschaften nicht; sie liegen in der Mitte zwischen den Werten für Echte Tundra und Zwergstrauchtundra. Auch die Maximalwerte und die Zunahme von N, P und K sowie der Stickstoff-Mineralisierungswert zeigen keine deutlichen Beziehungen zum Kalkgehalt des Bodens bei den verschiedenen Rasengesellschaften (Rehder 1975).

In einer weiteren Arbeit (Rehder and Schäfer 1978) werden alpine Pflanzengesellschaften aus den Zentralen Alpen untersucht: ein Loiseleurietum (2175 m NN), eine *Loiseleuria*-Heide (2000 m NN) und eine *Vaccinium*-Heide (1980 m NN) am Patscherkofel bei Innsbruck sowie ein Curvuletum und ein Schneetälchen aus 2250 m NN am Timmelsjoch. Die lebende oberirdische Phytomasse nimmt mit der Höhe von 250 g $\cdot$ m^{-2} auf 90 g $\cdot$ m^{-2} ab. Die Stickstoff «Netto-Mineralisierung» ist mit 0,5 g N $\cdot$ m^{-2} im Laufe der Vegetationszeit viel niedriger als in den Kalkalpen. Die Schwankungen des N-Gehalts in der oberirdischen Phytomasse sind im Vergleich dazu im Laufe der Vegetationszeit jedoch größer. Auch die Phosphor- und Kalium-Reserven im Boden sind gering, aber ihr Gehalt in der oberirdischen Phytomasse schwankt relativ wenig. Für sichere Aussagen über den N-, P- und K-Kreislauf in den Ökosystemen reichen die untersuchten Proben noch nicht aus.

Für die Netto-Produktion der verschiedenen

Tab. 1.31: Nettoproduktion in g TG · m^{-2} · a^{-1}

Geschlossene Matten		Offene Matten	
Caricetum ferrugineae	276	Dryadeto-Firmetum	91
Seslerieto-semperviretum	180	Salicetum herbaceae	85
Festucetum rubra-Wiese	140	Oxyrietum	15
Nardetum	50	Kalkgeröllhalde	1

alpinen Pflanzengesellschaften werden folgende vorläufige Werte genannt (Tab. 1.31).

Mäßige NPK-Düngung fördert zwar das Wachstum der alpinen Zwergsträucher, aber hat ungünstige Nebenwirkungen, wie erhöhter Schneeschimmelbefall und erhöhte Frostgefährdung (Körner 1982). Für die alpinen Zwergsträucher *(Vaccinium uliginosum, Loiseleuria procumbens, Rhododendron ferrugineum)* konnte dabei nachgewiesen werden, daß ihr N-Gehalt zunimmt und zugleich eine Strukturänderung eintritt; denn die gedüngten Pflanzen sind weniger peinomorph (Körner 1984).

Genauere Untersuchungen wurden in 2300 m NN durchgeführt. Die CO_2-Assimilation erreicht nach Körner (1982) bei einer Temperatur von 22,5 °C 156 mg $CO_2 dm^{-2}h^{-1}$. Für die Jahresproduktion des Curvuletums dürfte die Summe der Tage mit starker Strahlung wichtiger sein als die Länge der gesamten Vegetationsperiode. Die Überhitzung des *Carex curvula*-Rasens bei voller Sonnenstrahlung ist meist 4 °C (bis 8 °), somit niedriger als die der Zwergsträucher, Polster- oder Rosettenpflanzen. Genaue Messungen des Wasserpotentials und des Stomata-Verhaltens (Körner et al. 1980) der alpinen Pflanzen haben bestätigt, daß der Wasserfaktor für die Alpenpflanzen kein begrenzender Faktor ist (Körner 1982). Daselbst wurden auch die Kohlenstoffverluste durch die Atmung und die Kohlenstoffbilanz des *Carex curvula*-Bestandes von Cernusca und Decker (1984) untersucht. Von der Gesamtatmung entfallen 52,5% auf die oberirdische Atmung (Phanerogamen 26%, Kryptogamen 13%, stehende tote Masse 2,5%, Streu 11%) und 47,5% auf die unterirdische (Wurzeln 13%, Boden 34,5%). Die Gesamtkohlenstoffverluste durch die Bodenatmung waren pro Jahr 1069 g $CO_2 \cdot m^{-2}$ und durch den gesamten Bestand 1719 g $CO_2 \cdot m^{-2}$. Die ermittelte Nettophotosynthese erreichte 1782 g $CO_2 \cdot m^{-2}$. Daraus ergibt sich eine sehr geringe Nettoproduktion des gesamten Ökosystems von nur 86 g $CO_2 \cdot m^{-2}$, bzw. 55 g TG · m^{-2} oder 0,55 t · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$, was innerhalb der Versuchsfehler liegen dürfte und ein Zeichen für ein stabiles Ökosystem ist.

Obgleich die Masse der Kryptogamen doppelt so hoch ist wie die der Phanerogamen, ist ihre Atmung viel geringer, weil die Flechten am Tage meist austrocknen.

Nivale Stufe

In der nivalen Stufe über der klimatischen Schneegrenze findet man nur dort Pflanzen, wo der Schnee nicht liegen bleibt oder die Schneedecke so wenig mächtig ist, daß sie im Sommer verschwindet. Die Aperzeit ist also sehr verschieden, an Steilwänden das ganze Jahr, an flacheren Stellen in Südexposition oft von Jahr zu Jahr sehr stark wechselnd, in einzelnen schneereichen Jahren und kühlen Sommern zwischendurch überhaupt nicht.

Pflanzengesellschaften findet man nur auf kleinen Flächen, die warme Nischen sind.

Untersuchungen in dieser Höhe sind besonders schwierig. Sie wurden von der Innsbrukker Forschergruppe durchgeführt und zwar auf einer 0,5 ha großen Versuchsfläche am «Hohen Nebelkogel» in 3184 m NN (Moser et al. 1977).

Als Stützpunkt diente eine Versuchshütte, die mit einem Hubschrauber am Versuchsort fertig installiert abgesetzt wurde und ein Faradayischer Käfig war, d. h. sorgfältig isoliert und geerdet wurde gegen Blitzschlag, da sie häufig mitten in Gewitterwolken stand.

Auf der Versuchsfläche befand sich ein flaches Gratstück mit 7 Blütenpflanzen und mehreren Kryptogamen, ein Nordhang mit sehr dürftiger Vegetation und ein Südhang mit 11 Arten auf flachen Stufen.

Die klimatischen Verhältnisse entsprechen keineswegs denen in der Hocharktis, sondern *im Sommer mehr denen der Páramos in den Tropen*. An klaren Tagen beträgt die Blattemperatur oft über 15 °C, um in der Nacht unter Null zu sinken, ohne daß die Photosynthesetätigkeit darunter leidet. Der arktische 24stündige Sommer-

tag mit niedrigstehender Sonne zeichnet sich demgegenüber durch eine ziemlich gleichmäßige Temperatur aus.

Von den drei ausgewählten Standorten hatte der am Südhang die günstigsten Licht- und Temperaturverhältnisse. Die Phänologie der wichtigsten Arten geht aus Abb. 1.8.17 hervor. Während die Blütezeit bei *Saxifraga oppositifolia* vorgezogen ist (Blütenorgane frostresistent), wird sie bei *Cerastium uniflorum* am weitesten hinausgeschoben.

Die Assimilate werden bei *Primula* spp. und *Ranunculus glacialis* als Stärke gespeichert, die im Winter in Zucker umgewandelt wird, bei den *Saxifraga* spp. dagegen als Fett. Die Verlagerung der gespeicherten Vorräte geht aus Abb. 1.8.18 hervor. Auffallend ist, daß bei *Ranunculus* eine vorsorgliche Verlagerung aus den Blättern in die unterirdischen Speicherorgane schon bei vorübergehender Wetterverschlechterung stattfindet, die bei Wetterbesserung wieder rückgängig gemacht wird. Jede Schneebedekkung im Sommer könnte ja bis zum nächsten Frühjahr dauern. Im allgemeinen beträgt die Vegetationszeit am Südhang etwa 3 Monate, aber infolge der oft schlechten Witterung kommen für die Produktion nur 60–70 (15 bis 100) Tage in Frage. An den anderen Standorten kann es vorkommen, *daß die Pflanzen in einem Jahr überhaupt nicht ausapern.*

Die Produktion wird bei *Ranunculus glacialis* zur Hälfte während der wenigen hellen und warmen Tage erzeugt, die andere Hälfte während der vielen kühlen Tage mit geringer Beleuchtung infolge von leichter Schneebedeckung oder Nebel. Die Photosynthese ist bei dieser Art im Bereich von − 7 bis 38 °C möglich.

Die Assimilationsleistung ist zur Zeit der Vollblüte und Fruchtbildung am größten. Unter optimalen Bedingungen erreicht sie bei *Ranunculus glacialis* bis zu 0,056 g Trockensubstanz pro dm² Blattfläche und Tag, bei *Primula glutinosa* 0,063 g; unter ungünstigen Witterungsbedingungen liegen die Werte bei 0,015–0,020 g. Im Laufe einer Vegetationszeit nahm die Flächenausdehnung von *Androsace alpina*-Polstern um 13,5% zu; ihre durchschnittliche Nettoassimilationsrate während der Vegetationszeit be-

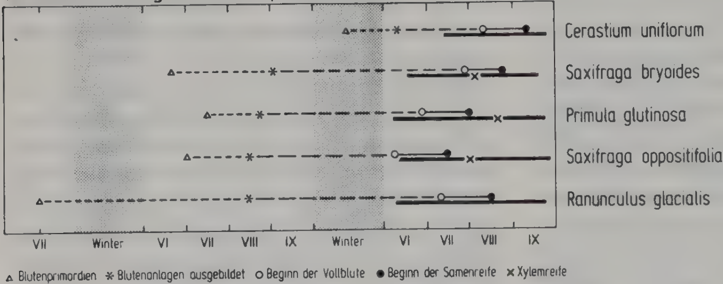


Abb. 1.8.17: Phänologie der Nivalpflanzen. Vegetative Teile = dicke Linie, reproduktive = dünne Linie, grün überwinternde = gestrichelt (aus MOSER et al. 1977).

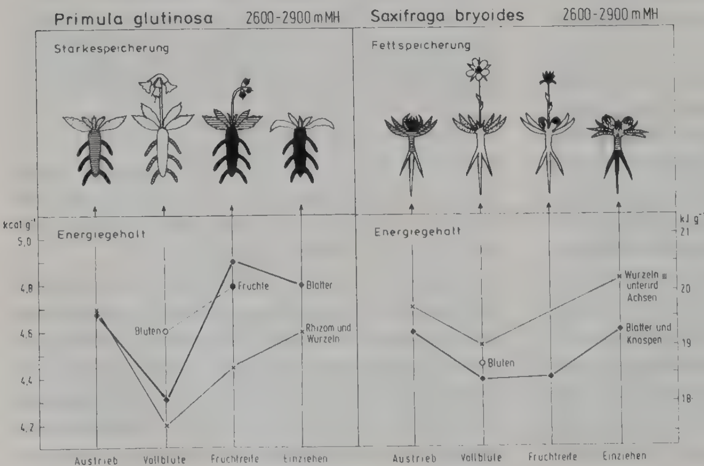


Abb. 1.8.18: Energiegehalt von 2 nivalen Arten und Speicherung der Reservestoffe: Schwarz = stark, schraffiert = mäßig, punktiert = Spuren, weiß = keine Speicherung (aus MOSER et al. 1977).

trug 0,058 g Trockensubstanz pro dm^2 Polsteroberfläche und Tag. Infolge der geringen Deckung der Pflanzen ist die Primärproduktion in der nivalen Stufe äußerst gering. Unter optimalen Bedingungen kann man bei einer Deckung von 10% die Produktion auf 0,66 g pro m^2 und Tag an Trockensubstanz veranschlagen.

Aber auch die Firnflächen im Gebiet des «Ewigen Schnee» sind, ebenso wie im Arktischen Gebiet (vgl. p. 526), nicht frei von Lebewesen, sondern werden von Algen besiedelt, unter denen *Chlamydomonas (Haematococcus) nivalis* die bekannteste Art ist. Sie enthält einen roten Farbstoff und kann die Firnflächen rosarot färben. Bei starker Besonnung taut die Oberfläche des Firnschnees auf, so daß die Alge assimilieren kann; ihre Nährstoffe entnimmt sie dem Staub, der sich auf den Firnflächen ablagert.

Insgesamt hat man im «roten Schnee» der Firnflächen verschiedener Gebirge über 100 Algenarten gefunden. Sie zusammen mit organischen Staubteilen dienen als Nahrung für Kleinarthropoden und 2 Wurmarten. Als Destruenten wurden in der USSR 65 Pilzarten und 12 Bakterienarten in diesem Schneeoberflächen-Ökosystem gefunden. Infolge der geringen Produktion kommt es nicht zu einer Anhäufung von organischer Substanz, doch wurden im Firn Schichten von Insektenresten gefunden, die sich im Laufe sehr vieler Jahrzehnte angereichert hatten (LAPO 1982).

Von dem Projekt «Hohe Tauern» liegen Berichte mit einzelnen Kurzbeiträgen vor. In 2300 m NN wurde am Großglockner ein Curvuletum untersucht und in einer feuchten Mulde zum Vergleich ein Deschampsietum. Angaben über das Mikroklima macht A. CERNUSCA: An einem Hochsommertag treten im Curvuletum an der Bodenoberfläche Maxima von 29,9 °C und Minima von 0 °C auf (in der Mulde in 3 cm über dem Boden bei einer dichteren Pflanzendecke entsprechend 25 °C und − 3,7 °C). Die Tagesschwankung der Temperatur in 2 m Höhe war dagegen nur 9,5 °C. Im Curvuletum fällt die Luftfeuchtigkeit an Schönwettertagen oft unter 40% (in der Mulde ist sie immer um 20–30% höher). Von der Globalstrahlung werden 22% reflektiert, 66% im Curvuletum verbraucht (52,5% davon für die Verdunstung von Wasser, 45% für die Erwärmung der Luft, 2,3% für die Erwärmung des Bodens und 0,2% für die Photosynthese).

Von der Netto-Primärproduktion liegen am Ende der Vegetationszeit 60% als Streu vor, der Rest als Biomassezuwachs (im *Deschampsia*-Bestand entfallen dagegen auf die Streu nur 14%, auf den Zuwachs 86%). Nach B. PÜMPEL verteilt sich die gesamte Phytomasse des Curvuletums zu 15% auf die oberirdische und zu 85% auf die unterirdische. Bei der oberirdischen ist es nicht immer leicht, die stehende tote Masse von der lebenden zu unterscheiden. Sie beträgt im Mai 7,5 und im August 8 $t \cdot ha^{-1}$, wobei 40–50% auf die Kryptogamen entfallen. Im Jahre 1975 betrug die Netto-Primärproduktion 3,5 $t \cdot ha^{-1}$. Im Mittel vieler Jahre bleibt die Phytomasse konstant. Der Blattflächenindex schwankt je nach Jahreszeit zwischen 1 und 2,9. Von den Konsumenten wurde Material gesammelt, doch ist es noch nicht ausgewertet.

Die Flugstaubablagerung schwankt nach H. FRANZ je nach Lage und Windrichtung stark. Es wurden 600 und 4000 $kg \cdot ha^{-1}$ im Jahr gemessen. Der Mineralgehalt ist verschieden, doch ist Muskovit sehr häufig; die Böden erhalten aus der Luft eine bedeutende Kalkzufuhr. Im Curvuletum kann der Wassergehalt im Sommer unter den Welkepunkt sinken. Auf flachgründigen Kalkböden ist das oft der Fall; die Xeromorphie (oder Peinomorphie) von *Carex firma,* die auf solchen Standorten wächst, ist von Nutzen. Durch Niederschläge werden an mineralisiertem Stickstoff 0,7 kg pro Hektar im Monat zugeführt (Veröff. d. Österr. MaB-Programms 1978 ff.).

Die Alpen sind ein altes Kulturland. Die Hauptnutzung erfolgte in der alpinen Stufe durch die Almwirtschaft, d. h. durch Beweidung mit Rindern und Schafen. Dadurch entstanden anthropogene Weiderasen-Gesellschaften. Sie erwiesen sich im Schweizer Nationalpark nach Einstellung der Beweidung in der *Pinus mugo*-Höhenstufe im Lauf von 50 Jahren als sehr stabil (STÜSSI 1970). Das gilt insbesondere für das Nardetum, aber auch für das Deschampsietum caespitosi und das Phleeto-(Triseteto)-Festucetum. Wenn meßbare Veränderungen auftraten, so waren sie auf Wildweide durch Hirsche oder auf Beschattung durch heranwachsende *Pinus*-Bäume zurückzuführen. Während früher die ganze Fläche vom Vieh gleichmäßig beweidet wurde, fand durch das Wild eine selektive Beweidung statt. Das Festucetum rubrae veränderte sich ziemlich rasch bei scharfer Beweidung durch Hirsche in der Richtung zum Nardetum, kann jedoch bei Schonung sich wieder regenerieren. Baumwuchs kommt in der festen *Nardus*-Narbe nicht auf, wenn der Rasen unbeschä-

digt bleibt. Autogene Verschiebungen in der Richtung zur Bewaldung wurden nicht festgestellt. Wenn trotzdem mit der Zeit *Pinus mugo* sich ausbreiten wird, so kann das hauptsächlich von einzelnen Punkten mit beschädigtem Rasen geschehen.

Viel schlimmer als die jahrtausend lange Almwirtschaft wirkt sich in den letzten Jahrzehnten der Massentourismus aus. Die herrliche Bergwelt wird immer mehr durch Hotelbauten, Seilbahnen, Sessellifts und Skipisten zerstört. Der Tourismus, von dem kein Berg und kein Tal verschont bleibt, hat auch eine Verunreinigung und Zerstörung der Pflanzendecke und oft starke Bodenerosion zur Folge.

Für die Bannwälder ist der zu hohe Hirschbestand, der der Trophäenjagd von Prominenten dient, bedrohlich. Denn er verhindert durch Verbiß und Schälen die natürliche Verjüngung der Waldbestände, was zu einer erhöhten Lawinengefahr in den immer stärker besiedelten Tälern führt.

Auf diese akute Gefahr weist MAYER (1976, 1977) beharrlich hin, ohne daß geeignete Maßnahmen ergriffen werden. Mit Recht betont er: «Untätiges Warten bei der Lösung der Wildfragen und bei der Waldschutzbehandlung ist waldbedrohend und lebensgefährdend.» «Individuelle jagdliche Wünsche sind dem öffentlichen Gesamtinteresse nachzuordnen.»

Sehr tiefgreifend sind die Veränderungen durch die immer stärkere Ausnutzung der Wasserkraft nicht nur durch die Staudämme und Wasserkraftwerke, sondern auch durch die geringe Wasserführung der Wasserläufe, das Verschwinden von Stromschnellen und Wasserfällen und das Zuwachsen der Bach- und Flußbetten. Die alles zerstörende Zivilisation und Profitsucht macht vor nichts halt.

1.8.4 Die Nordkarpaten

Der große Karpatenbogen beginnt im Quellgebiet der Weichsel und erstreckt sich dann weit nach Osten und setzt sich dem Seret-Fluß entlang nach Süden fort.

Er bildet dann nach Westen umbiegend den Nordrand des Walacheibeckens und endet am Eisernen Tor an der Donau. Zum Orobiom VI gehört nur der nördliche Rand, vor allem die Hohe Tatra, die mit 2663 m NN den höchsten Teil bildet. Der Vergleich mit dem Orobiom VI der Nordalpen zeigt eine weitgehende Übereinstimmung der Höhenstufenfolgen (OZENDA 1985).

Die untere montane Stufe von 700–1400 m NN ist eine Buchenstufe. Darüber bis etwa 1550 m NN folgt die hochmontane Fichtenstufe, wobei die Tanne als Beimischung in beiden vorkommen kann. Dann folgt die subalpine Latschen-Übergangsstufe mit *Pinus montana* s. l., wobei hier die Latsche auf Silikatgestein vorkommt, weil man *Alnus viridis* nur in den Südkarpaten findet. Die alpine Stufe über 1800 m NN ist sehr kleinflächig ausgebildet; auf sie entfallen etwa 1000 km^2, wobei es sich zum größten Teil um Schotter und Steilhänge handelt. Zu erwähnen wäre, daß die in den Alpen verbreiteten Curvuleten fehlen und durch das Trifido-Distichetum aus *Juncus trifidus* und *Oreochloa (Sesleria) disticha* ersetzt werden.

Die geringe Größe des Bergmassivs und die etwas nördlichere Lage bewirken, daß alle Höhenstufengrenzen im Vergleich zu den entsprechenden in den Alpen etwas tiefer liegen. Auch die Flora ist ärmer und entsprechend die Zahl der endemischen Arten dreimal geringer. Kalkgestein steht nur in den vorgelagerten niedrigen Nord-Beskiden an.

1.9 Pedobiome des ZB VI

1.9.1 Amphibiome und Helobiome der Flußauen

Man rechnet die Flußauen zur azonalen Vegetation, weil für sie nicht die zonalen Klimaverhältnisse bestimmend sind, sondern besondere, lokal abgeänderte Biotope. Zwar ist der Jahresgang der Temperatur derselbe wie auf den zonalen Eu-Biotopen, somit auch die Dauer der maximalen Vegetationszeit; im einzelnen kann diese jedoch durch die Dauer der Überschwemmungen abgekürzt, aber nicht verlängert werden. Deshalb sind die Flußauen in der Arktis baumlos, in der borealen Zone des ZB VIII fehlen die Laubbäume, die eine Vegetationszeit von über 120 Tagen benötigen, die für die Auen der nemoralen Zone des ZB VI typisch sind und die deshalb auch in den Flußauen des ZB VII gedeihen, aber auf den dort vorkommenden verbrackten Böden fehlen. Deswegen zeigen die Flußauen doch eine deutliche zonale Gliederung und müssen für jedes Zonobiom getrennt behandelt werden (Abb. 1.9.1).

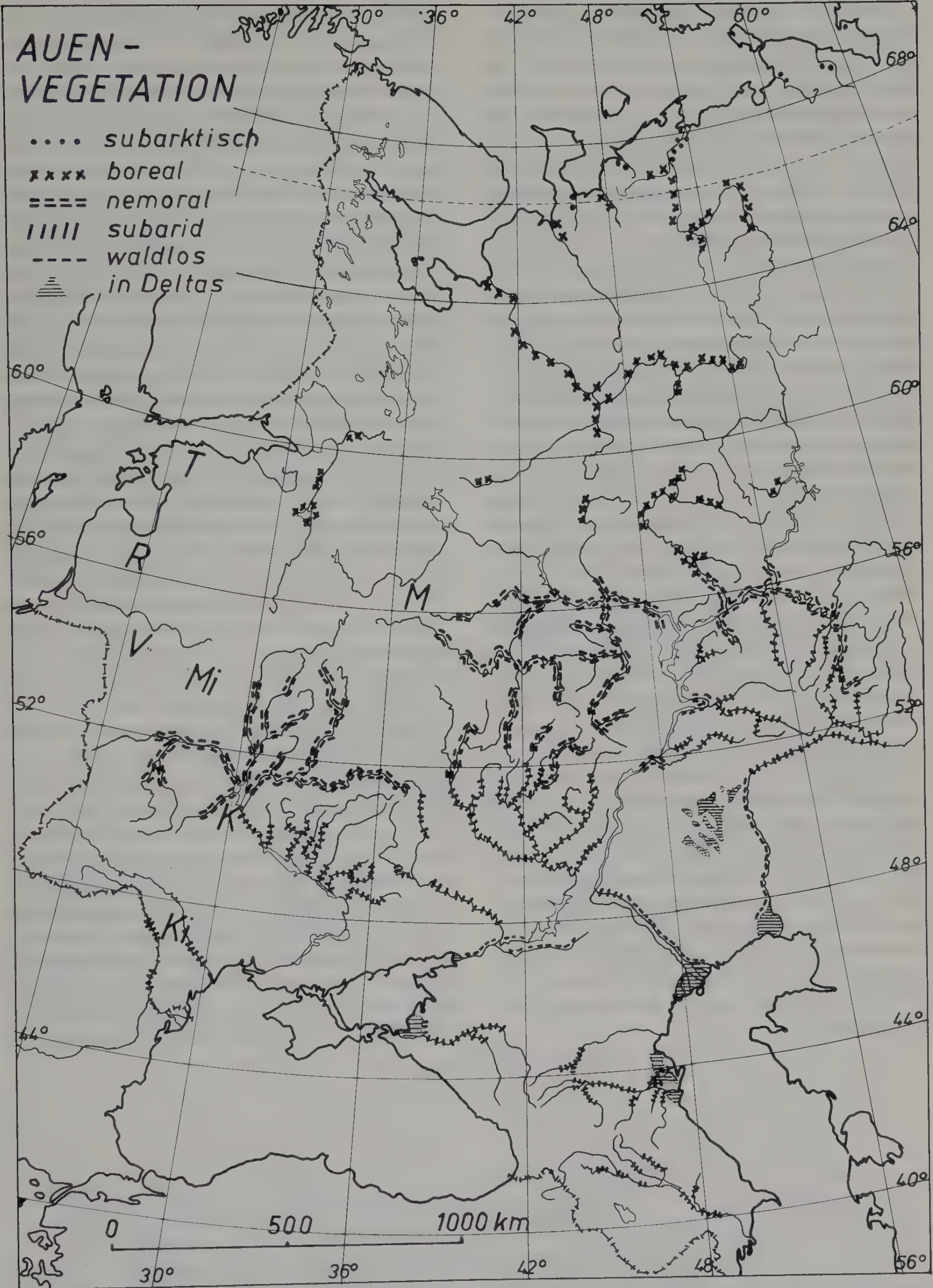


Abb. 1.9.1: Karte der Auenvegetation Osteuropas (nach der ausführlichen Karte in «Rastitelnost» 1980 vereinfacht gezeichnet von A. Benzing). Von den verschiedenen Typen findet man im Bereich des ZB VI den «nemoralen» im oberen Teil des Einzugsgebiets des Dnyepr, des Dons und der Volga.

Ihre Besonderheiten gegenüber der zonalen Vegetation wird durch die abweichende Wasserversorgung bedingt, die eben weniger von Niederschlägen abhängt, sondern mehr vom jeweiligen Pegelstand des Flusses und der Höhe des Biotops über dem Normalpegel. *Man muß somit das stark wechselnde und instabile Relief der Aue kennen, um die Verteilung der verschiedenen Vegetationstypen zu verstehen, die bestimmte Gesetzmäßigkeiten* aufweist.

Natürliche Auen gibt es in West- und Mitteleuropa nicht mehr. Alle Flußläufe sind korrigiert und große Teile der Aue werden durch Dämme vor Überflutungen geschützt, um sie landwirtschaftlich oder forstlich zu nutzen. Nur kleine Reste von Altwässern mit jährlich überfluteten Flächen oder umgewandelte Auenwälder, die nur bei extremem Hochwasser unter Wasser stehen, sind in der Oberrheinischen Tiefebene oder an der Donau im Wiener Becken verblieben. Früher war der größte Teil der Oberrheinischen Tiefebene ein Auen- und Moorgebiet, was die fluvio-alluvialen Ablagerungen auf der Geologischen Karte beweisen. Denn nicht nur die Hochfluten des Rheins im Sommer spielten eine Rolle, sondern auch die Frühlingshochwässer der Zuflüsse von den Randgebirgen. Noch zu Beginn unseres Jahrhunderts bestanden große Flächen aus durch Gräben durchzogenen Niederungen, Mooren mit einer sehr interessanten Flora oder aus Sumpfwiesen, auf denen unzählige Störche ihre Nahrung suchten. Heute ist fast alles in Acker- oder Bauland umgewandelt. An der Donau droht der größte Auenwaldkomplex bei Hainburg, der letzte einigermaßen noch intakte Auenwald Westeuropas, ein Opfer der Wasserkraftwerke zu werden. Die potentiellen Auen unterhalb von Bratislava haben Simon et al. (1980) kartiert und die noch vorhandenen kurz beschrieben.

Um den natürlichen geomorphologischen Aufbau der großen Flußauen kennenzulernen, müssen wir uns deshalb nach Osteuropa wenden, obgleich auch dort durch riesige Staudämme und weitflächige Staubecken die Dynamik des Abflusses der größten Flüsse heute erheblich verändert wurde.

Aber die natürlichen Verhältnisse in den Flußauen können durch vier ältere schematische Darstellungen nach Alechin (1927) und Williams (1939) erläutert werden.

Nach dem Baerschen Gesetz ist infolge der Erdrotation auf der Nordhemisphäre das rechte Ufer der Flüsse steil und das linke flach; auf der Südhemisphäre ist es gerade umgekehrt. Betrachtet man einen Querschnitt durch ein typisches Flußtal (Abb. 1.9.2), so erkennt man: 1. das eigentliche Flußbett, 2. das niedrig gelegene Überschwemmungsgebiet (auch erste Terrasse genannt), 3. die eigentliche Flußterrasse, die vom Hochwasser im Frühjahr nicht mehr erreicht wird (auch zweite Terrasse genannt) und 4. das Kernufer, das zur Wasserscheide ansteigt. Für uns ist als Standort der Auenwälder und Talwiesen das Überschwemmungsgebiet von besonderem Interesse. Die sandig-kiesige, höher gelegene Flußterrasse ist meist von trockeneren Pflanzengemeinschaften besiedelt.

Das Überschwemmungsgebiet wird nicht nur regelmäßig mit Wasser überstaut, sondern es findet auf ihm zugleich bei Hochwasser eine Sedimentation, d. h. eine Ablagerung von Sand oder Ton statt. Der geomorphologische Aufbau des Schwemmlandes ist sehr kompliziert. Im wesentlichen lassen sich 3 Teile unterscheiden: a) der an das Flußbett unmittelbar angrenzende Teil, b) der mittlere Teil und c) der am Fuße der höheren Flußterrasse liegende Teil. Die Oberfläche des Überschwemmungsgebietes ist dabei nicht eben, sondern am Flußufer meist wallartig überhöht. Wenn im Frühjahr das Wasser steigt,

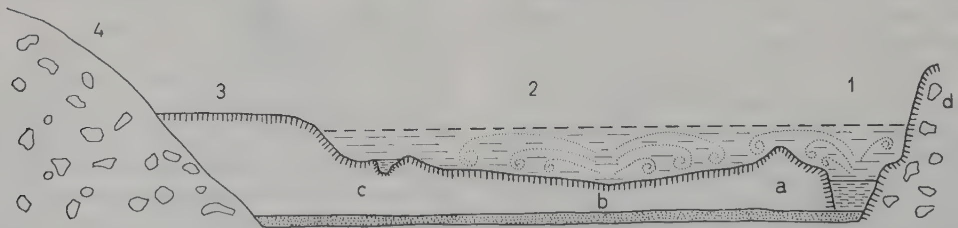


Abb 1.9.2: Schematischer Querschnitt durch ein Flußtal mit Prallhang (rechts) und Gleithang (links). 1 Flußbett, unten mit normalem Wasserstand, 2 Überschwemmungsgebiet (a Uferwall, b mittlerer Teil und c Teil am Fuß der Terrasse mit Bach), 3 Flußterrasse und 4 Kernufer, das zur Wasserscheide ansteigt. Gestrichelt ist der Wasserstand bei Hochwasser mit Wirbelbildungen.

werden zunächst die unmittelbar an das Flußbett angrenzenden Teile überflutet; erst nach weiterem Steigen wird das ganze Überschwemmungsgebiet vom Wasser bedeckt. Dieses fließt aber bei Hochwasser nicht überall gleich rasch, sondern desto rascher, je näher der überschwemmte Teil zum Flußbett liegt. Dadurch kommt eine gewisse Sortierung der Sedimente zustande. Das über dem Uferteil (Abb. 1.9.2) noch verhältnismäßig rasch fließende Hochwasser setzt nur den gröberen Sand ab. Dieser trocknet aus, nachdem das Hochwasser gefallen ist, und wird vom Wind zu flachen Hügeln zusammengeweht. Dort, wo das Flußbett unmittelbar an die Terrasse herantritt und der Sand an deren Fuß zur Ablagerung kommt, wird er auch auf diese heraufgeweht und kann Anlaß zur Flugsanddünenbildung geben (Abb. 1.9.3). Das Hochwasser, das den mittleren Teil des Überschwemmungsgebietes bedeckt (Abb. 1.9.2; *2*), hat die groben mitgeführten Teile bereits auf dem Uferteil abgelagert. Durch eine weitere Verlangsamung der Strömung kommt deshalb auf dem mittleren Teil nur feiner Sand (unter 0,25 mm Korngröße) und Ton zur Sedimentation. Die abgelagerten Massen sind auch geringer; deshalb bleibt dieser Teil stets niedriger und zugleich ebener als der Uferwall. Am geringsten ist die Sedimentation am Fuß der Terrasse. Allerdings stellt sich bei Hochwasser außer der dem Flußbett folgenden Hauptströmung noch eine Nebenströmung ein, die dem tiefsten Teil des zentralen Schwemmlandes (dessen Talweg) folgt, und für diese Nebenströmung gilt das von der Hauptströmung Gesagte, d. h. zu beiden Seiten der Nebenströmung wird ebenfalls mehr und etwas gröberes Material abgelagert.

Liegt das Überschwemmungsgebiet zu beiden Seiten eines mäandernden Flußbettes, so bilden sich insgesamt 3 Strömungen aus: eine Hauptströmung im Flußbett und 2 Nebenströmungen rechts oder links vom Flußbett, die den Talwegen auf den mittleren Teilen des Überschwemmungsgebietes entsprechen (Abb. 1.9.4). Sie al-

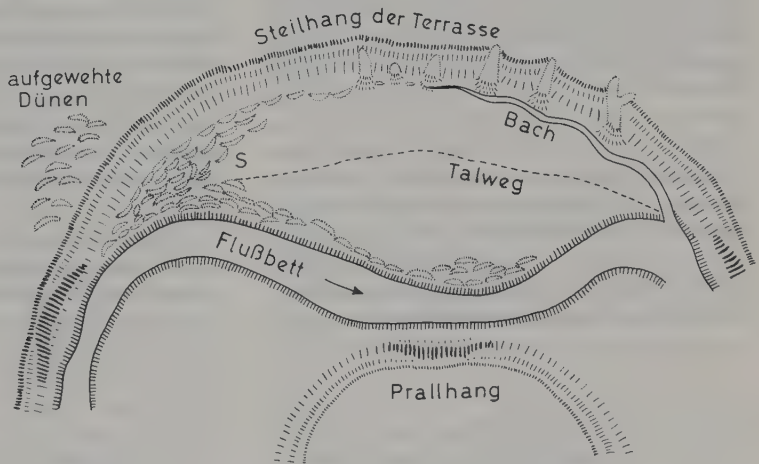


Abb. 1.9.3: Flußtal mit Überschwemmungsgebiet und Sanddünenbildungen. Am Terrassenhang Erosionsschluchten, in denen Wasser austritt, das einen Bach bildet.

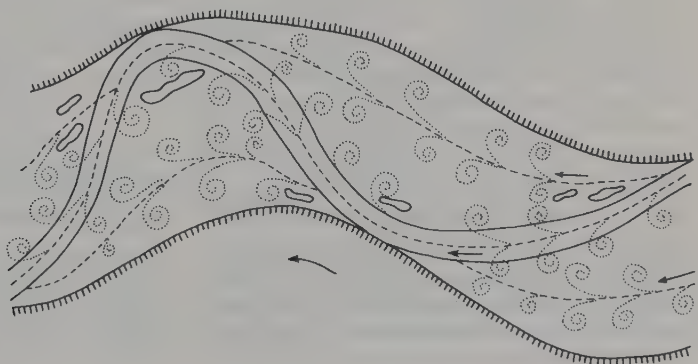


Abb. 1.9.4: Flußtal mit mäanderndem Flußbett und den Nebenströmungen rechts und links davon bei Hochwasser, wenn dieses das ganze Tal ausfüllt.

le werden von Wällen aus verschieden grobem Material begleitet, während die feinsten Teile stets nur dort zur Ablagerung gelangen, wo die Strömungsgeschwindigkeit am geringsten ist. Die Sedimentation wiederholt sich von Jahr zu Jahr, und die einzelnen Schlammschichten legen sich übereinander; wir erhalten somit einen geschichteten Schwemmlandboden. Die Voraussetzung für seine Bildung ist ein rasches Steigen des Hochwassers und die fast gleichzeitige Überflutung des gesamten Überschwemmungslandes. Das ist heute infolge der durch den Menschen bedingten starken Entwaldung der Einzugsgebiete der Flüsse meistens der Fall.

Steigt dagegen das Wasser im Frühjahr sehr langsam, z. B. in bewaldeten Gebieten, wo der Schnee nur allmählich abtaut, so kann das Wasser nicht über die erhöhten Uferwälle hinweg den zentralen Teil des Überschwemmungsgebietes überfluten, sondern es tritt auf diesen über, indem es das Bett von kleinen Bächen benutzt, die sich meist aus Quellen am Fuße der oberen Terrasse bilden. Von diesen aus fließt es den Talweg des Überschwemmungsgebietes von unten in der Richtung aufwärts und bedeckt langsam den ganzen mittleren Teil des Überschwemmungslandes (Abb. 1.9.5). Dabei bleibt das Wasser während des Hochstandes über den Auwiesen ganz ruhig stehen. Infolgedessen kommen hier nur feinste organische und tonige Teilchen zur Sedimentation (mit einer Korngröße von etwa 0,005–0,001 mm). Nach dem Fallen des Wassers ist der Boden mit einer 2–30 cm dicken halbflüssigen Schlammschicht bedeckt, die nach dem Austrocknen körnig-krümelig zerfällt. Es entsteht auf diese Weise ein Schwemmlandboden aus festen Krümeln von 2–3 cm Durchmesser.

Für die Pflanzenwelt ist die Struktur des Schwemmlandbodens von größter Bedeutung. Bei grobkörniger Struktur ist die Durchlüftung des Bodens gut, zugleich enthalten die beigemengten organischen Teile viel Stickstoff und andere Nährsalze. Es ergeben sich somit für die Pflanzen sehr günstige Wachstumsbedingungen.

Ganz anders verhält sich der geschichtete Schwemmboden. Das abgesetzte Material ist feinsandig oder staubartig und besteht hauptsächlich aus Quarz. Die nährstoffreichen, organischen Sedimente werden von den sterilen mineralischen überdeckt. Die Schichten sind so dicht, daß statt der Verwesung Fäulnis mit Bildung von Schwefelwasserstoff eintritt. Der Boden ist für Pflanzen denkbar ungünstig.

Aber auch der Wasserfaktor ist für die Pflanzen des Überschwemmungsgebietes sehr ungleich: Die aus sandig-kiesigen grobkörnigen Sedimenten bestehenden Uferwälle des an das Flußbett angrenzenden Teiles trocknen bei Niedrigwasser sehr stark aus; der mittlere Teil mit seinen feinkörnigen Ablagerungen, dem ausgeglicheneren Relief und meist höher stehendem Grundwasser ist ein viel feuchterer Standort; der am Fuße der oberen Terrasse liegende Teil neigt schließlich zur Vermoorung oder Versumpfung infolge des hier zutage tretenden Grundwassers, das meist einen Quellhorizont bildet und als Bächlein am Fuß der Terrasse entlangläuft, um weiter unterhalb ins Flußbett zu münden (Abb. 1.9.5).

Abb. 1.9.5: Verhältnisse bei langsamem Anstieg des Hochwassers. Strömung im Fluß von links nach rechts. Das Hochwasser wird die Talaue a von den Bachmündungen aus von unten in der Richtung aufwärts überfluten (s. Pfeile). Gestrichelt = Steilhang der Terrasse und des Prallhangs; dicht punktiert = grobkörniger Schwemmlandboden der Uferwälle; leicht punktiert = auf die Terrasse der linken Talseite aufgewehter Sand, b = kleine Seen, c = Bäche am Steilhang austretend.

So bestehen also die Flußalluvionen einerseits aus nährstoffreichen und nährstoffarmen und andererseits aus trockenen und feuchten oder sogar nassen Standorten. Entsprechend verschieden werden auch die Pflanzengesellschaften sein, aus denen sich die Vegetation zusammensetzt. Ein ganz besonders wichtiger Faktor für die Gliederung der Pflanzendecke im Bereich des Überschwemmungsgebietes ist die Dauer der Überflutung (Abb. 1.9.6).

Die Unterscheidung zwischen den trockenen Uferwällen, dem feuchteren mittleren Teil des Überschwemmungsgebietes und dem vernäßten Teil am Fuß der Terrasse ist nur grobschematisch. Tatsächlich ist die Gliederung viel komplizierter. Bei jedem dieser 3 Teile haben wir höher gelegene, trockenere Standorte, Standorte von mittlerer Beschaffenheit und tiefer gelegene feuchtere Standorte zu unterscheiden. Dazu kommen noch Altwässer, kleine Seen, alte Flußläufe in verschiedenen Stadien der Verlandung. Weiterhin machen sich überall noch die verschiedenen Korngrößen der Sedimente von grobem Kies bis zu feinstem Ton bemerkbar. Die Pflanzendecke muß unter diesen Umständen ein *Mosaik von verschiedensten Gesellschaften* sein, und es würde zu weit führen, eine Analyse derselben zu versuchen. Wir wollen sie deshalb nur in allgemeinen Zügen behandeln, wobei wir die Verhältnisse in der weiten osteuropäischen Ebene zugrunde legen.

Zunächst können wir unter den Gräsern der Flußalluvionen 3 Typen unterscheiden: 1. Gräser mit Ausläufern (meist langen unterirdischen Rhizomen), z. B. die Quecke *(Agropyrum repens)*, die Wehrlose Trespe *(Bromus inermis)* oder das Reitgras *(Calamagrostis epigeios)*; 2. rasenbildende Gräser mit kurzen bogenförmigen Ausläufern und Halmen, die einen lockeren Rasen bilden, z. B. der Rote Schwingel *(Festuca rubra)*, das Straußgras *(Agrostis canina)* oder das Rispengras *(Poa trivialis)* und 3. Horstgräser mit dichtgedrängten, aufrechtstehenden Halmen wie bei der Schmiele *(Deschampsia caespitosa)*, dem Sichelschwingel *(Festuca sulcata)* oder den Federgräsern (*Stipa*-Arten).

Diese 3 Grastypen besiedeln verschiedene Teile der Talwiesen. Die Ausläufergräser sind typisch für die lockeren Sandanhäufungen der Uferwälle mit dem beweglichen Boden; die rasenbildenden findet man in den mittleren Teilen mit dichtem Boden, während die Horstgräser entweder schlechte Durchlüftung in den vernäßten Teilen am Fuße der oberen Terrasse anzeigen (z. B. *Deschampsia caespitosa*) oder sich auf den dem Hochwasser entzogenen höchsten und trockensten Teilen der Alluvionen einstellen (z. B. *Festuca sulcata*).

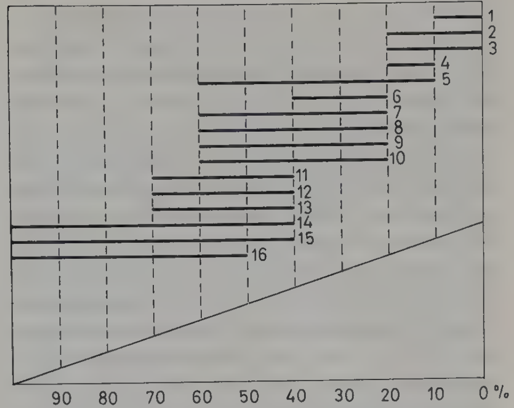


Abb. 1.9.6: Dauer der Überflutung in % der Vegetationszeit (1. März–31. Oktober) und Verbreitung der Pflanzengesellschaften an der Donau zwischen Szob und Budapest (nach Karpati, I. und V. Vargast 1965). 1 Fraxineto-Ulmetum, 2 Lolio-Potentilletum anserinae, 3 Alopecuretum pratensis, 4 Festucetum pratensis, 5 Agrostidetum albae, 6 Ranunculetum repentis, 7 Salicetum purpureae, 8 Salicetum triandrae, 9 Rorippo silvestri-Agrostidetum albae, 10 Rumici-Alopecuretum geniculati, 11 Schlammpflanzengesellschaft, 12 Cypero-Juncetum, 13 Eleochari aciculari-Schoenoplectetum supini, 14 Caricetum acutiformis-ripariae, 15 Glycerio-Sparganietum neglecti, 16 Scirpeto-Phragmitetum.

In bezug auf die Feuchtigkeit des Standortes läßt sich folgende ökologische Reihe der Dominanten bei zunehmender Feuchtigkeit aufstellen:

Festuca sulcata → *Bromus erectus* → krautige Leguminosen → *Alopecurus pratensis* → derselbe mit *Poa palustris* → *Poa palustris* → *Beckmannia eruciformis* → *Glyceria fluitans* → *Glyceria aquatica* → *Phragmites communis* → *Scirpus lacustris* → offene Wasservegetation.

Die beiden ersten Arten sind für erhöhte Stellen typisch, die Leguminosen und *Alopecurus* für mittlere Standorte, die weiteren drei Arten für vertiefte Stellen, während *Glyceria aquatica*, *Phragmites* und *Scirpus* keine Wiesen bilden, sondern schon der Sumpfvegetation angehören.

Flächenmäßig ist der mittlere Teil des Überschwemmungsgebietes am bedeutendsten; er ist auch wirtschaftlich am wichtigsten. Der versumpfte Teil wird meistens als Wiese kaum genutzt. Hier findet man häufig Reste des früheren

Bruchwaldes mit Erle *(Alnus glutinosa);* von Gräsern wachsen meist *Deschampsia caespitosa* oder auch *Festuca rubra, Agrostis alba* und Seggen oder Binsen (*Carex vesicaria, C. rostrata, Heleocharis palustris* und *Juncus*-Arten). Die Uferwälle schließlich zeigen Merkmale einer großen Unausgeglichenheit, wobei dem Zufall eine wichtige Rolle zukommt. Hier wird der Boden durch Hochwasser und Wind immer wieder umgelagert, und die Pflanzen müssen dies ertragen können. Sehr typisch für den unmittelbaren Uferteil ist deswegen die Pestwurz *(Petasites spurius),* die mit ihren Rhizomen rasch neues Gelände zu erobern und zu durchwachsen vermag. Etwas weiter entfernt findet man einen Gebüschstreifen aus verschiedenen Weidenarten. Außerdem stellen sich hier gern ruderale Pflanzen ein und Arten mit kräftigen Rhizomen, die sich vegetativ vermehrend Reinbestände bilden, wie die Quecke. Auf den trockensten Stellen wachsen häufig *Medicago falcata, Trifolium montanum, Galium verum, Achillea millefolium, Libanotis montana, Rumex acetosa* ssp. *haplorrhizus, Potentilla argentea,* von denen viele tiefgehende Pfahlwurzeln besitzen. Auch südliche Steppenpflanzen wandern den Uferwällen entlang weit in die nördlichen Waldgebiete hinein, während nordische Arten wiederum die versumpften Terrassenteile am Fuße der oberen Terrasse als Wanderwege nach Süden benutzen.

Der geobotanisch und praktisch wichtigste Teil des Überschwemmungsgebietes ist jedoch, wie schon erwähnt, der mittlere Teil. Auf ihm finden wir die eigentlichen Auwiesen, die oft eine Breite von mehreren Kilometern, bei den größeren Flüssen bis 10 km, erreichen können. Eine ununterbrochene Grasdecke, bald fast nur aus Gräsern bestehend, bald stärker mit Kräutern untermischt, bedeckt diese häufig eintönig erscheinenden Flächen. Die Halme erreichen oft Meterhöhe, an feuchteren Stellen mit *Phalaris arundinacea* werden sie mannshoch. Die Heuerträge sind entsprechend groß. Im allgemeinen bemerkt man jedoch bei genauerer Betrachtung, daß die Pflanzendecke in Übereinstimmung mit dem nicht ganz ausgeglichenen Gelände und den verschiedenen Bodenarten auch hier sehr komplex ist. Das zeigen auch die verschiedenen Färbungen an: dunkelrote Flekken in den Wiesen entsprechen der vorherrschenden *Agrostis,* graugrüne dem *Alopecurus,* dunkelgrüne der *Poa,* grellgelbe einem starken Vorherrschen von *Ranunculus* usw. Die Grenzen zwischen den einzelnen Gesellschaften sind meist ziemlich scharf.

Sehr charakteristisch sind für trockenere Stellen dieser Auwiesen Gräser wie *Koeleria, Poa pratensis, Festuca rubra, Alopecurus pratensis* mit einer Massenentwicklung von *Filipendula hexapetala, Trifolium montanum, Galium verum* u. a. Auf mittleren Standorten sind neben *Alopecurus pratensis* die gewöhnlichen Kleearten *(Trifolium pratense, T. repens, T. hybridum),* die Wucherblume *(Chrysanthemum leucanthemum),* der Scharfe Hahnenfuß *(Ranunculus acer), Sanguisorba officinalis, Rumex acetosa, Rhinanthus maior* u. a. bezeichnend. Sie entsprechen den frischen Fettwiesen in Mitteleuropa.

Im allgemeinen sind die Talwiesen sehr artenreiche Gesellschaften, nur die feuchtesten Stellen, die schon zu den Flachmooren und Sümpfen überleiten, sind artenärmer. Das geht deutlich aus Tabelle 1.32 von ALECHIN (1927) hervor, bei

Tab. 1.32:

Dominante Grasarten in der Reihenfolge zunehmender Feuchtigkeit der Standorte	Artenzahl auf den Wiesen des Flusses Vorona (I) und des Flusses Zna (II)									
	Gräser		Seggen		Leguminosen		Kräuter		insgesamt	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Festuca sulcata	9	11	1	1	11	9	46	52	67	73
Bromus erectus	16	10	2	1	11	10	70	111	99	132
Agrostis canina	13	16	1	4	9	11	45	78	78	109
Alopecurus pratensis	18	16	3	2	7	10	38	76	66	104
Ders. u. *Poa palustris*	10	15	6	5	5	7	32	54	53	81
Poa palustris	12	11	8	8	5	2	34	39	59	60
Beckmannia eruciformis	10	13	7	5	1	1	31	30	49	49
Glyceria fluitans	3	6	3	2	0	0	10	15	16	23
Glyceria aquatica	3	4	3	2	0	0	10	10	16	16

der die Auwiesen zweier Flüsse verglichen werden.

Man ersieht daraus, daß nach der Artenzahl die Gräser am stärksten auf den mittleren Standorten, die Seggen auf den nassen und die Leguminosen wie überhaupt die Kräuter auf den trockenen Standorten vertreten sind. Was die Artenzahl anbelangt, herrschen die Kräuter vor, doch mengenmäßig dominieren stets die Gräser. Die Übereinstimmung der Zahlen ist sehr gut, obgleich die Flüsse verschiedenen Flußsystemen angehören (die Vorona dem Donsystem, die Zna dem Volgasystem).

Diese heute in den Flußtälern weit verbreiteten Wiesen in Osteuropa werden von Rabotnov in seiner «Wiesenkunde» (1984) und in seiner «Ökologie der Wiesen» (1985) eingehend besprochen. Wir begnügen uns mit diesem Hinweis, denn es handelt sich *um eine durch Mahd oder Beweidung nach Rodung der Auenwälder entstandene Vegetation,* während wir uns auf die Behandlung der natürlichen Vegetation beschränken müssen, also auf den Auenwald im Bereich des ZB VI.

Man unterscheidet die «Weiche Aue» (1), die länger überflutet wird, und die «Harte Aue» (2) mit kürzerer Überflutung.

1. Auf den tiefsten Teilen der Aue wachsen Weichholzarten – die strauchförmigen Weiden (*Salix acutifolia, S. triandra, S. viminalis* u. a.), sowie oft etwas höher die baumförmige Silberweide *(Salix alba)* und noch etwas höher die Schwarzpappel *(Populus nigra),* während die Silberpappel *(P. alba)* in Osteuropa nur etwas südlicher eine gewisse Rolle spielt.

2. Nicht so lange überschwemmt sind die Auenwälder mit den Hartholzarten *Ulmus laevis (effusa)* und der Stieleiche *(Quercus robur),* zu der sich in Osteuropa auch die Linde *(Tilia comosa)* hinzugesellt. Die Eichenauen sind sehr artenreich: Die Strauchschicht besteht aus *Prunus padus, Viburnum opulus, Rhamnus frangula, Rosa cinnamomea, Rubus caesius* etc. Die Krautschicht wechselt stark, weil das Bodenrelief sehr unregelmäßig ist, so daß es nasse Stellen gibt mit Farnen, *Filipendula ulmaria, Urtica dioeca* u. a., feuchte mit *Lysimachia nummularia, Sanguisorba officinalis, Glechoma hederacea* u. a. oder sogar trockenere mit *Convallaria majalis, Betonica officinalis, Geranium sanguineum* u. a. In Mitteleuropa sind verholzende Lianen typisch, vor allem *Clematis vitalba* und die Wilde Weinrebe *(Vitis sylvestris),* die in den Rheinauen nur noch an wenigen Stellen erhalten blieb, in den Donau-Auen dagegen noch etwas häufiger vorkommt.

Der Unterwuchs in der Weichen Aue ist meistens sehr gering, weil der Boden bei Hochwasser umgelagert wird. Gräser mit Rhizomen können sich halten, wie z. B. *Calamagrostis epigeios,* an feuchteren Stellen auch *Phalaris arundinacea.* Oft findet man adventive Arten, die an solchen instabilen Standorten vor Konkurrenz eher geschützt sind (in Mitteleuropa z. B. verschiedene nordamerikanische *Aster*-Arten, *Solidago canadensis,* die große *Impatiens glandulifera,* die aus Südasien stammt, u. a.

Diesen wechselfeuchten Biotopen stehen andere gegenüber, die durch Grundwasser dauernd feucht bleiben, etwa um abgeschnittene Altwasserseen herum, die zu den Helobiomen gehören mit den verschiedenen Übergängen: Ausgehend von den Seen, die zur Hydrobiosphäre zählen, mit dem reichen Plankton und Nekton, also den schwebenden Kleinstlebewesen, und den größeren, schwimmenden Organismen (z. B. Fischen), mit untergetauchten Höheren Pflanzen, oder solchen mit Schwimmblättern und den über dem Wasserspiegel blühenden Sumpfarten, sowie dem Röhricht, jeweils in bestimmten Abständen und Abfolgen zum Ufer, bis hin zu den Sumpfwäldern mit den Schwarzerlen (*Alnus glutinosa,*) also den Erlenbrüchern, die auch außerhalb der Flußauen auf Biotopen mit hohem Grundwasserstand verbreitet sind, in Osteuropa auf besonders großen Flächen in der Pripyet-Niederung (Abb. 1.9.7; auf Abb. 1.3.17, Sign. 1). In Westeuropa sind sie in frische, zweimähdige Wiesen (Arrhenathereten) umgewandelt worden. Nur entlang von Bächen findet man vielfach noch Erlenreihen. Oft umgeben die Bruchwälder kranzförmig die Seen mitsamt ihren meist als Streuwiesen genutzten Cariceten-Mooren. Wenn diese wie *Carex elata* große Bulten bilden, so keimen die Erlensamen auf den Bulten sehr gut. Es entsteht dann ein Erlenbruchwald mit gruppenweise auf Bulten stehenden Bäumen mit einer Sumpfvegetation dazwischen, die Beschattung verträgt. Im Frühjahr steht der Boden in diesen Bruchwäldern oft ganz unter Wasser. Die trockeneren Bruchwälder gehen bei noch tieferem Grundwasserstand in feuchte Eichenmischwälder über, die bei fehlender Überschwemmung im Frühjahr vor der Belaubung des Waldes eine besondere üppige Ephemeroiden-Vegetation mit *Scilla, Anemone, Corydalis, Gagea, Adoxa* etc. aufweisen.

Die zunehmende Entwaldung der Flußauen

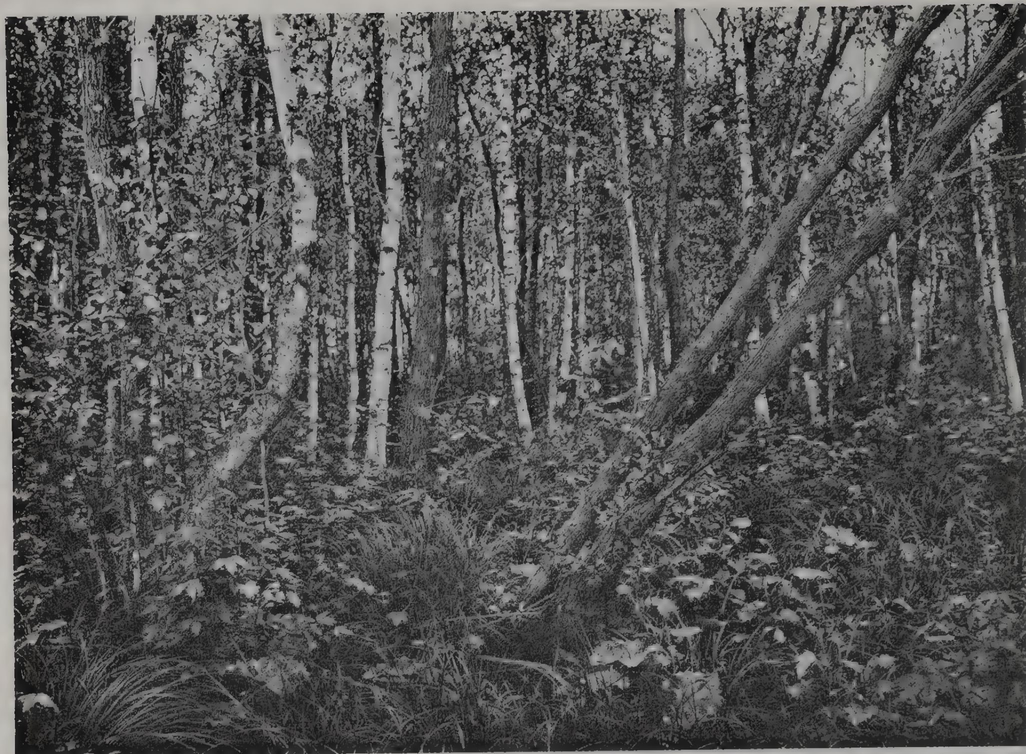


Abb. 1.9.7: Erlen-Birken-Bruchwald (Foto FEDEROV, aus WALTER 1974). Vorne: große Blätter von *Petasites frigidus*, dazu *Filipendula ulmaria, Carex elongata, Salix caprea* u. a.

im Oberlauf und Unterlauf bedingt in den letzten 2000 Jahren eine völlige Zerstörung der ursprünglichen Auenwälder in Mitteleuropa.

In Osteuropa wird folgende Gliederung der Auen im Bereich des ZB VI vorgenommen:

1. Baltisch-mittelrussischer Typus: Weidengebüsch – Eichenauenwald – Erlenwald.
2. Polesye-Typus (Pripyet-Niederung): Weidengebüsch mit Niederungsmooren – Eichenauenwald – Erlenwald mit Erleneichenauenwäldern.
3. Mittelrussischer und Volga-Kama-Typus: Weidengebüsch – Silberweidenwald *(Salix alba)* – *Populus-nigra*-Wald – *Ulmus laevis*-Wald – Eichenauenwald – Erlenwald. Er entspricht am meisten den früheren mitteleuropäischen Auenwäldern.

Die Abhängigkeit der Vegetationsausbildung von dem Pegelstand bei Hochwasser in den Donau-Auen zeigt die Abb. 1.9.8.

Die Auwiesen werden heute entweder gemäht oder beweidet, wodurch das Aufkommen von Baumwuchs verhindert wird. Es taucht deshalb die Frage auf, ob ohne Eingriffe des Menschen sich diese Wiesen bewalden würden, d. h. ob es in der Waldzone natürliche Auwiesen gibt.

Diese Frage ist viel diskutiert worden. Auf nicht genutzten Wiesen stellen sich meistens sehr bald Holzpflanzen ein, zuerst Weidenbüsche (*Salix*-Arten), dann auch andere Holzarten; aber das braucht nicht zu bedeuten, daß die Wiesen ganz verschwinden würden. Man hat darauf hingewiesen, daß beim Eisgang die Eisschollen den auf den Wiesen aufkommenden Wald immer wieder zerstören würden. Aber genaue Untersuchungen über die Schäden von Hochwasser und Eisgang auf die Baumvegetation der Auenwälder am Potomac River bei Washington D. C. haben gezeigt, daß die Bäume diese Schäden überleben und immer wieder austreiben (SIGAFOOS 1964). Die Kräfte, die das Entwurzeln der Bäume und das Brechen von Stämmen und Ästen bewirken, sind sehr groß. Denn die Spitzengeschwindigkeit bei Hochwasser kann beim Potomac 6 m/sec (über 20 km · h^{-1}) erreichen, obgleich es kein Gebirgsfluß ist;

mit dieser Geschwindigkeit bewegen sich Treibholz und große Eisschollen auf jedes Hindernis zu. Abb. 1.9.9 zeigt die Leidensgeschichte einer Esche *(Fraxinus pennsylvanica)* im Laufe von 27 Jahren, zugleich aber auch die Zählebigkeit eines solchen Baumes. Die Abbildung demonstriert das Austreiben eines Baumes, der umgeworfen und dazu noch 70 cm tief zugeschüttet wurde. Man kann das Zuschütten nachträglich an Holzschnitten datieren, weil das nach dem Zuschütten gebildete Stammholz anatomisch an Wurzelholz erinnert.

Selbst langandauernde Überschwemmung tötet die Gehölze der Flußauen nicht ab. Sie wird gefährlich, wenn die Bäume länger als 60% der Vegetationszeit unter Wasser bleiben. Alte und sehr junge Bäume sind gegen Überflutung am empfindlichsten. *Fraxinus pennsylvanica* und *Ulmus americana* ertrugen sogar eine Überschwemmung von einem Jahr. Je näher am Flußufer die Bäume stehen, namentlich am Prallhang, desto häufiger werden sie beschädigt. Dementsprechend kann man 3 Zonen unterscheiden:

1. Zone des strauchigen Wuchses direkt am Flußufer,
2. Zone der niedrigen, stark geschädigten Bäume und
3. Zone der hohen Bäume mit geringen Schäden in größerer Entfernung vom Fluß.

Aus diesen Tatsachen können wir die Schlußfolgerung ziehen, daß in der Laubwaldzone natürliche Wiesen als Folge von Hochwasser und Eisgang nicht zu erwarten sind.

Nur dort, wo die Überschwemmung durch das Hochwasser jedes Jahr sehr lange andauert, dürften Wälder in der Aue fehlen, so z. B. am Unterlauf des Dnyepr; denn das Hochwasser stand hier vor dem Ausbau der großen Staudämme so lange, daß selbst das Schilf keine Zeit hatte, zur Blüte zu gelangen. Am Unterlauf der Volga hielt sich früher der Hochwasserstau von + 1 m vor dem Dammbau bis zu 92 Tage, also 3 Monate (im Mittel 77 Tage). Das Fehlen von Baumwuchs dürfte auch hier auf diese lange Überschwemmungsdauer zurückzuführen sein. Über die Vegetation der Pripyet-Niederung vgl. Walter 1974 S. 214 und 127.

Wiesen waren somit unter natürlichen Verhältnissen in der Aue nicht so ausgedehnt, wie sie es heute infolge der landwirtschaftlichen Nutzung sind. Immerhin werden in der Aue durch die Bodenbewegung Standorte geschaffen, auf denen sich Gräser und Kräuter der

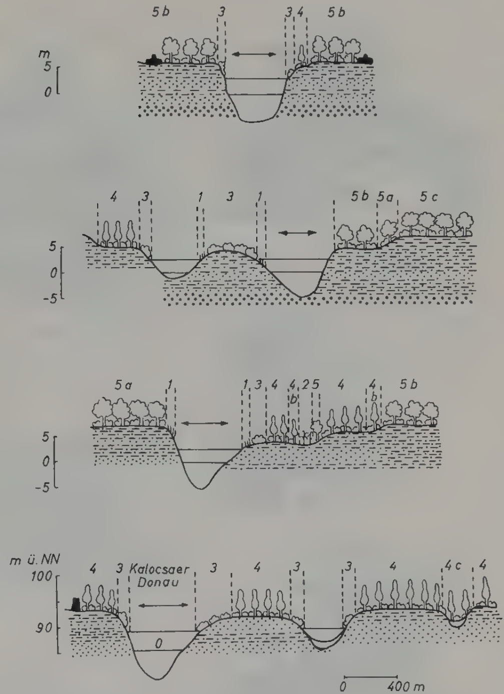


Abb. 1.9.8: Auen am Hauptarm der Donau in der ungarischen Tiefebene (nach Karpati und Pecsi 1959, aus Walter 1968).
1 Zwergbinsengesellschaften (Nanocyperion), 2 Röhricht (Scirpeto-Phragmitetum), 3 Weidengebüsch (Salicetum triandrae), 4 Weiden-Pappelaue (Salicetum albae-fragilis), b mit *Carex acutiformis,* c mit *Agrostis alba*, 5 Eichen-Ulmenaue (Querceto-Ulmetum), a normal, b mit *Asperula odorata,* c mit *Convallaria majalis.* Pfeile = Hochwasserstand.

heutigen Wiesen vorübergehend halten können, selbst wenn Eingriffe des Menschen ganz fehlen. Außerdem wird ein wichtiger, die Wiesen fördernder Faktor in der Literatur nicht erwähnt, das ist der Biber, der sowohl in Europa als auch in Nordamerika ursprünglich an allen Flüssen verbreitet war und für seine Bauten die Bäume in der Flußaue durch Annagen fällte, wodurch er Raum für eine Wiesen- und Hochstaudenvegetation schaffte. Wenn man im Yellowstone Park beobachtet, wie an den durch ebenes Gelände strömenden Flüssen ein Biberdamm sich an den anderen reiht, und sieht, wie breit an den Ufern die baumfrei gehaltenen Streifen sind, dann wird man diesen Faktor nicht unterschätzen.

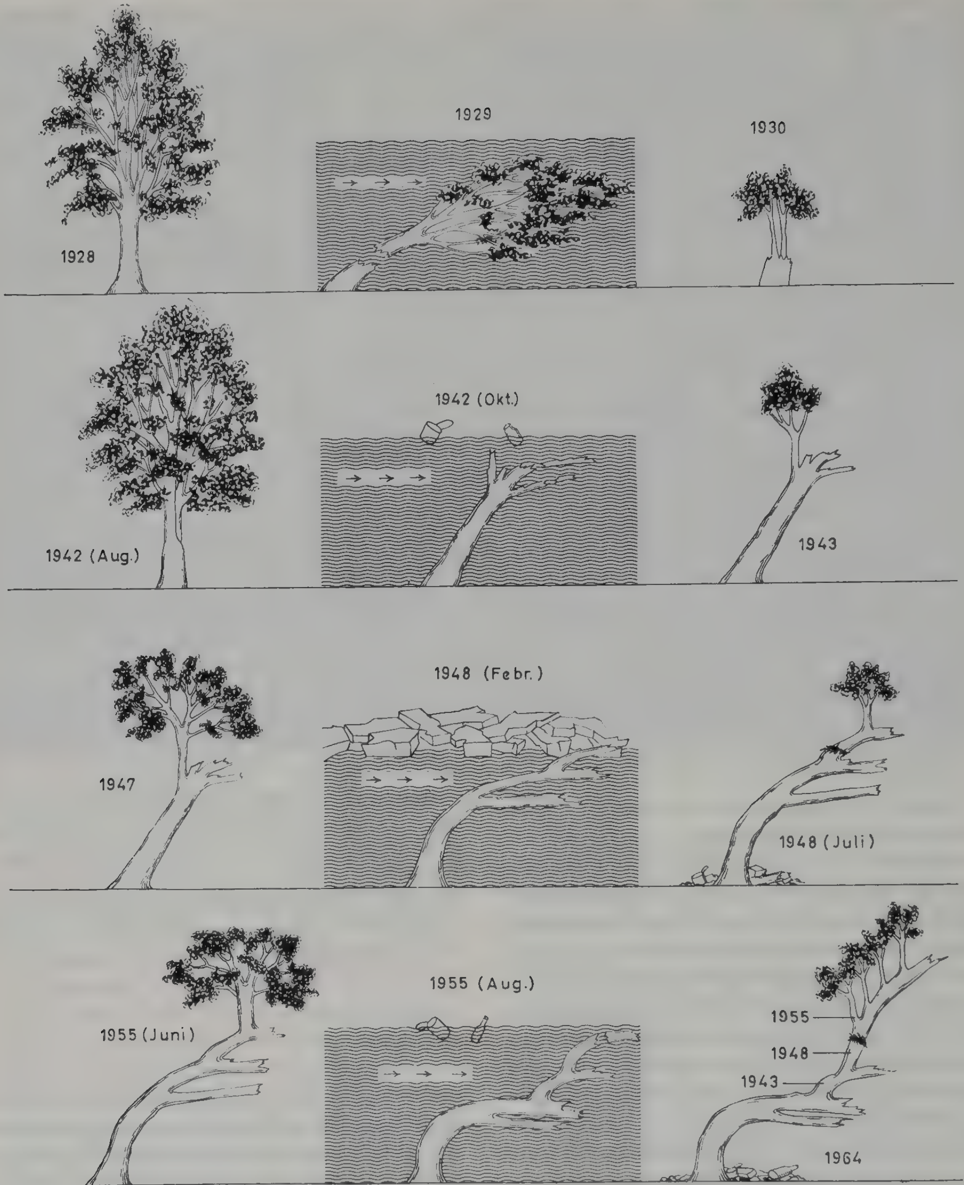


Abb. 1.9.9: Schicksal einer Esche *(Fraxinus pennsylvanica)* in der Aue des Potomac River bei Washington D. C. von 1928 bis 1964 (nach Sigafoos 1964). Die Krone des Baumes wurde durch Hochwasser und Eisgang 1929, 1942, 1948 und 1955 abgebrochen.

1.9.2 Halo- und Psammobiome an den Meeresküsten

Im Bereich des europäischen ZB VI findet man diese nur an der Nord- und Ostsee. Sie sind in ihrem noch fast natürlichen Zustand vor der Zerstörung durch den Massentourismus von Ellenberg (1982, S. 465–516) so eingehend behandelt worden, daß wir auf dieses Werk verweisen können.

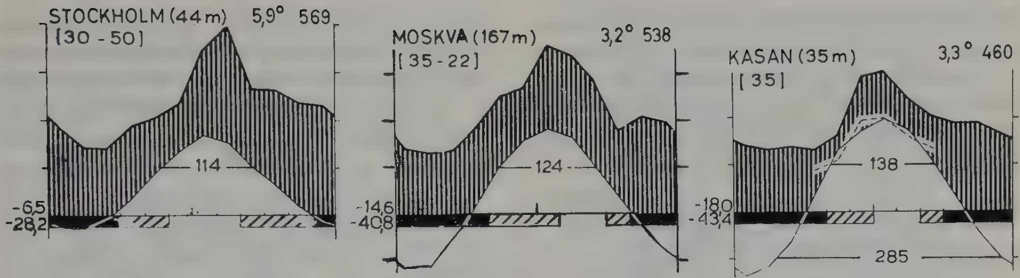


Abb. 1.10.1: Klimadiagramme des Zono-Ökotons VI/VIII in Europa: Stockholm im Westen, Moskva (Moskau) in der Mitte und Kasan an der Kama im Osten. In dieser Richtung werden die Winter kälter (mittleres tägliches Minimum im Januar: von −6,5 bis −18,0), die Sommer aber wärmer (Zahl der Tage mit Temperaturmittel über 10 °C: von 114 bis 138).

1.10 Zono-Ökotone

1.10.1 Zono-Ökoton VI/VIII der boreo-nemoralen Laub-Nadel-Mischwälder Europas

Dieses Zono-Ökoton nimmt in Skandinavien den Raum nördlich von der Buchenwald-Zone bis zum «Limes norrlandicus» der südlichen Grenze des Nadelwaldgebietes ein. Das Klimadiagramm Stockholm (Abb. 1.10.1) gibt die klimatischen Verhältnisse wieder. Die Vegetationsgliederung von Schweden zeigt die Abb. 1.10.2. Das Zono-Ökoton VI/VIII umfaßt die als «Southern Coniferous» bezeichnete Zone bis zur Buchenwaldgrenze im Süden. Im Norden fällt die Begrenzung mit der nördlichen Arealgrenze von der Eiche *(Quercus robur)* zusammen, die hier zwischen der Isolinie von 140 und 120 Tagen mit Temperaturmitteln über 10 °C entspricht (im kontinentalen Osteuropa mit wärmeren Sommern ist es die Isolinie mit 120 Tagen).

In dem Zono-Ökoton kommt die Buche nur vereinzelt extrazonal vor, sonst vor allem *Quer-*

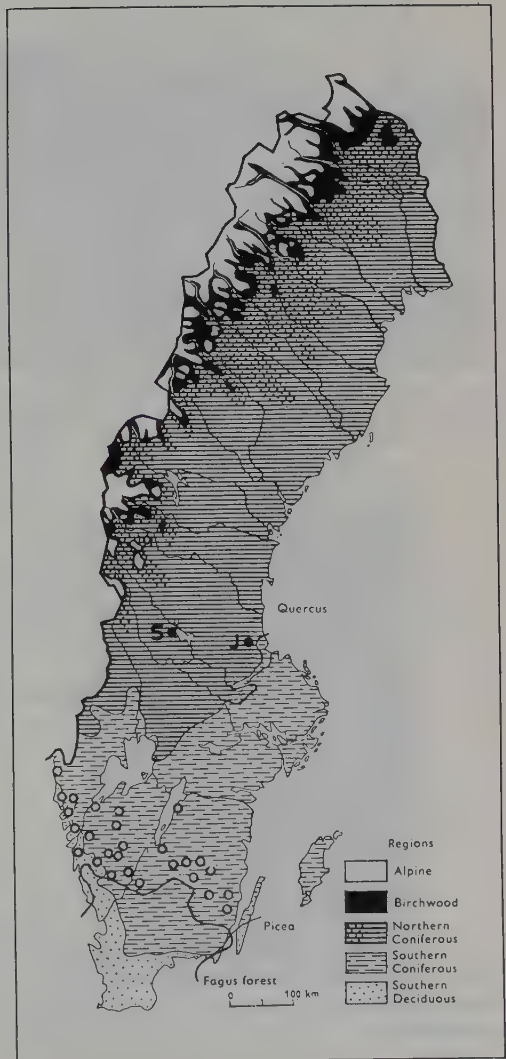


Abb. 1.10.2: Vegetationsgliederung von Schweden (nach Sjörs 1965). Birchwood = subalpine Stufe im Gebirge, Northern Coniferous = Zonobiom VIII, Southern Coniferous = Zono-Ökoton VI/VIII. Southern Deciduous = Zonobiom VI. Im südlichen Teil des Zono-Ökotons kommen neben den Fichtenwäldern auch noch Buchenwälder vor (○ = Einzelvorkommen von *Fagus*), im nördlichen Teil ist die Eiche die Hauptlaubholzart (die nördliche Arealgrenze von *Quercus* entspricht dem Limes norrlandicus.

cus robur, dazu *Ulmus glabra (montana)*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* und *Acer platanoides*, während *Acer pseudoplatanus*, der Bergahorn, fehlt, obgleich er in den Alpen fast bis zur oberen Waldgrenze reicht. Von den Nadelhölzern ist sowohl die Fichte *(Picea abies)* als auch die Kiefer *(Pinus sylvestris)* vertreten, nicht jedoch *Abies alba*, die in Skandinavien ganz fehlt.

Das Zono-Ökoton hat Makromosaikstruktur. Ausschlaggebend sind das Kleinklima und die

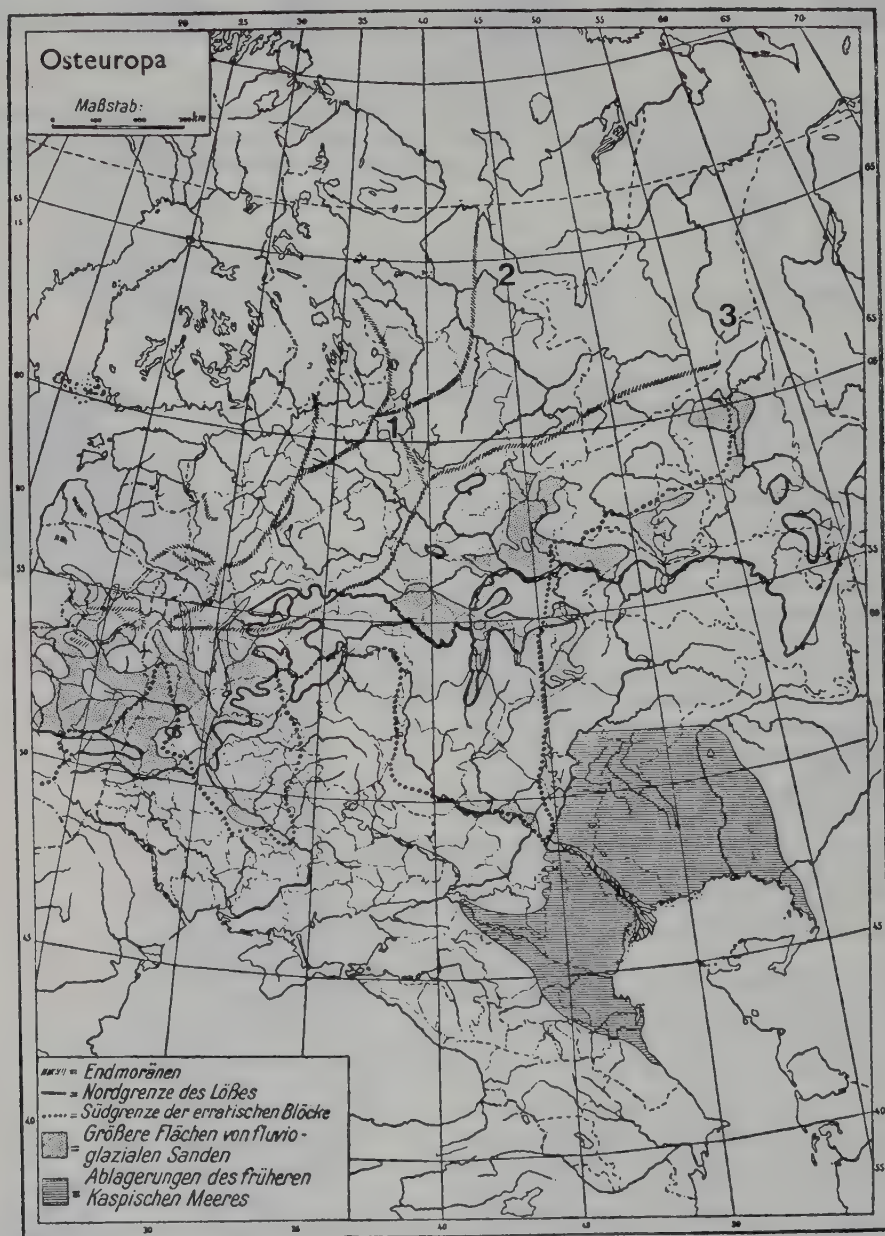


Abb. 1.10.3: Eiszeitliche und nacheiszeitliche Ablagerungen in Osteuropa (nach Tanfilyev und Karpinski, aus Walter 1943 a). Große Flächen des Zono-Ökotons VI/VIII sind von fluvio-glazialen Sanden bedeckt (Begünstigung der Kiefer), kleinere mit Löß (Begünstigung der Laubhölzer). 1, 2 und 3 = genauer untersuchte Taiga-Urwälder.

Bodenunterschiede; Die Laubwälder stocken auf warmen Biotopen (Südexposition) und auf den guten Böden, die Fichtenwälder auf kalten Biotopen (Nordhänge, Schluchten) und auf armen Böden. Die Kiefer ist Lückenbüßer auf für andere Wälder ungeeigneten Standorten (trokkene oder moorige Böden). Alle für die Landwirtschaft geeigneten Böden sind heute Kulturland, d. h. es wurden vor allem die Laubwälder gerodet, so daß sie heute gegenüber den Fichtenwäldern in den Hintergrund treten. Sie blieben insbesondere auf flachgründigen Kalkgesteinsböden erhalten (Klötzli 1976 und «Plant Cover of Sweden» 1965).

Eine sehr viel größere Fläche nimmt das Zono-Ökoton in Osteuropa ein. Es bildet ein Dreieck, dessen eine Seite sich etwa von dem Südostwinkel der Ostsee bis Südfinnland erstreckt und dessen Spitze bei Kazan liegt, um sich von dort als schmaler Streifen nördlich vom ZB VI bis zum Ural fortzusetzen. In dem südlichen Teil des Zono-Ökotons fehlt noch die Fichte, aber um so stärker ist die Kiefer vertreten und diese bildet mit den Laubbäumen, vor allem *Quercus robur* und im Westen dazu noch *Carpinus betulus*, Mischbestände, insbesondere in dem Gebiet von Polesien (zwischen Kiew und Minsk) auf Moränen und fluvio-glazialen Sanden der Eiszeit (Abb. 1.10.3). Eine ausschlaggebende Bedeutung für die Zusammensetzung dieser Wälder hat der Sandgehalt des Bodens. Es werden folgende Waldtypen unterschieden:

1. Als «Bor» werden reine Kiefernwälder (Pineta) bezeichnet, die auf armen fluvio-glazialen Sanden mit Dünenbildung stocken. Sie sind in Osteuropa weit verbreitet, z. B. an der Oka im Gebiet von Ryasan, wo die vom Gletscherschmelzwasser der Glazialzeit abgelagerten Sande eine Zone zwischen den Moränen im N und dem Lößgebiet im S bilden; die oft über 10 m hohen Dünen sind von Kiefernwäldern bedeckt, die sich über viele Kilometer erstrecken. Ebenso findet man Kiefernwälder und Hochmoore auf Sanden im Kazanschen und Gorkischen Transvolga-Gebiet über permischen Kalkschichten, wie auch auf der Volga-Erhebung mit anstehenden Sanden und Sandsteinen des Paläogens oder auf den Kalken der Zhiguli-Volgahöhen. In allen diesen Gebieten ist schon der boreale Charakter stärker ausgeprägt.

Auf dem Volynisch-Podolischen Plateau kommen sie auch auf flachgründigen Granitböden vor (Abb. 1.10.4).

2. «Subor» nennt man Wälder, in denen die Kiefer die obere Baumschicht und die Eiche die untere Baumschicht bildet. Es sind Querceto-Pineta auf lehmigen Sanden (Abb. 1.10.5).

3. «Sugrudki» sind Querco-Carpino-Pineta auf Lehmböden mit Kiefer in der oberen, Eiche in der mittleren und Hainbuche in der unteren Baumschicht.

Kleopov (1941) bezeichnet letztere als Carpino-Nemoreto-Pineta, weil neben der Eiche auch Linden, Ulmen und Ahorn vorkommen können und ein Eichenmischwald von ihm «Nemoretum» genannt wird. Diese «Sugrudki» leiten auf den besten Böden (Graue Waldböden über Löß) zu den reinen Laubwäldern («Grud») des ZB VI über, im Westen noch mit *Carpinus*



Abb. 1.10.4: Reine Kiefernwälder (Bor) auf anstehendem Granit der Volynisch-Podolischen Platte am Teterev-Fluß (Foto H. Walter).



Abb. 1.10.5: Kiefern-Eichenwald (Subor) bei Vladimir-Volynski. Kiefer gut entwickelt, Eiche buschförmig im Unterwuchs (Foto H. Walter).



Abb. 1.10.6: Eichen-Hainbuchenwald (Grud) auf der oberen Terrasse des südlichen Bug, sehr schattig (Foto H. WALTER).

(Abb. 1.10.6), im Osten als Eichenmischwälder (vgl. Bd. 1 «Wald an der Worskla»).

Für diese Reihe ist also die Bodenart und der damit verbundene Nährstoffreichtum von Bedeutung, wie es schematisch Abb. 1.10.7 zeigt. Natürlich spielt auch die Bodenfeuchtigkeit eine Rolle. Wie sich diese auf reinen Sanden für das Wachstum der Kiefer und deren Unterwuchs auswirkt, ist aus Abb. 1.10.8 zu ersehen, während Abb. 1.10.9 dasselbe für die Baumartenmischung erkennen läßt, die Abb. 1.10.10 auch für die Dominanten u. a. in dem Unterwuchs. Nährstoffgehalt des Bodens und Bodenfeuchtigkeit zusammen bestimmen den Jahreszuwachs der Bäume – den *Holzertrag,* also die *Bonität* von der besten (I) bis zur schlechtesten (V). Diese

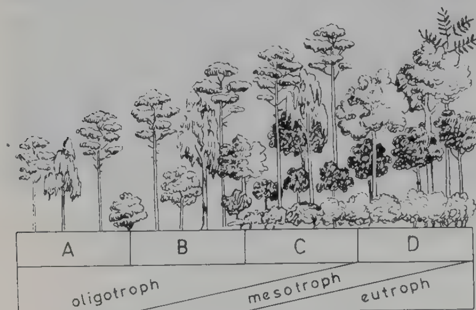


Abb. 1.10.7: Die Zusammensetzung der Wälder in Abhängigkeit vom Nährstoffreichtum des Bodens: A = oligotrophe arme Sande (Bor), B = leichte mesotrophe lehmige Sande (Subor), C = mesotrophe Lehme (Sugrudki), D = eutropher Löß (Grud). Aus WALTER 1968 (ebenso Abb. 1.10.8–11, nach PROGREBNYAK).

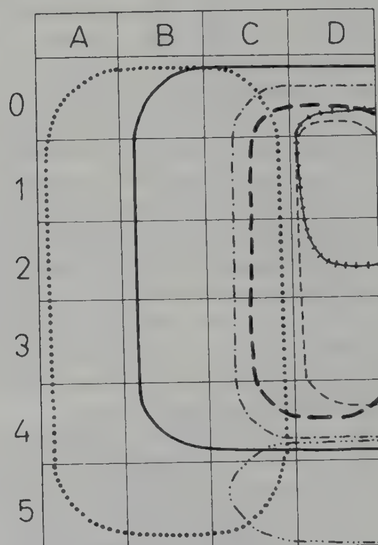


Abb. 1.10.9: Vorkommen der Laubholzarten und der Kiefer westlich vom Dnyepr in Abhängigkeit vom Boden:

0–5 = Stufen von sehr trocken – trocken – frisch – feucht – naß – sumpfig;

A–D = Sand – lehmiger Sand, Lehm, graue Waldböden über Löß

···· *Pinus* ——— *Quercus* –·–·– *Acer* und *Tilia* ━ ━ ━ *Carpinus* – – – – *Fraxinus* ┼┼┼┼┼ *Sorbus aria*, ——·····——·····—— *Alnus glutinosa* (nach KOZMEVNIKOV, aus WALTER 1968).

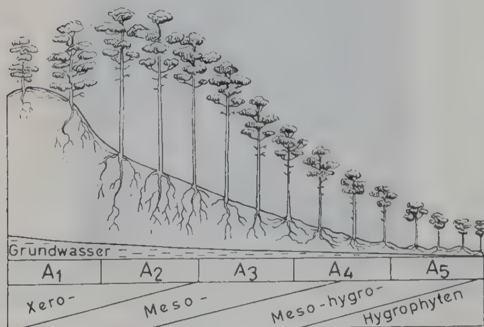


Abb. 1.10.8: Wüchsigkeit der Kiefer auf reinem Sand in Abhängigkeit vom Grundwasserstand. A_1 = Pinetum cladoniosum, A_2 = P. vacciniosum, A_3 = P. myrtillosum, A_4 = P. uligino-ledosum auf Gley-Podsol, A_5 = Sphagneta mit kümmerlichen Kiefern auf Torfboden.

wird für die forstlich wichtigsten Arten auf Abb. 1.10.11 angegeben.

Im nördlichen Teil des Zono-Ökotons, wo die Fichte die wichtigste Nadelholzart ist und die Kiefer nur ein Lückenbüßer, macht sich ein ähnliches Makromosaik bemerkbar wie in Skandinavien.

Das Zono-Ökoton VI/VIII gehört zu den ältesten in Osteuropa besiedelten Gebieten mit den ältesten Städten, vor allem Moskau, von wo aus nach der Befreiung vom Tatarenjoch im 15. Jahrhundert der große Einheitsstaat seinen Anfang nahm. Es ist deshalb vorwiegend ein Kulturland.

Ein riesiges Urwaldgebiet (12 500 ha) in Polen und in Weißrußland (74 200 ha) blieb jedoch im jahrhunderte-langen Spannungsgebiet auf der Bug-Pripyet-Wasserscheide zwischen Polen und Rußland unbesiedelt – Bialowiyesh oder Beloweshskaya Pushcha, das zudem noch schwer zugänglich ist. Dort blieben der Wisent und der Biber erhalten, sowie Elch, Rotwild, Schwarzwild, Luchs u. a. Eine ausführliche Beschreibung von diesem Urwaldgebiet liegt von Paczoski schon aus den Jahren 1928 und 1930 vor, auf die wir genauer eingehen: Das damals 130 000 ha große Schutzgebiet liegt fast genau auf der Ostsee-Schwarzmeer-Wasserscheide etwa 70 km nördlich von Brest-Litovsk, ist sehr eben und deshalb z. T. sumpfig. Einzelne Moränenzüge erheben sich bis 202 m NN, die Flußtäler sind bis 140 m NN eingeschnitten. Etwa 4500 ha standen damals unter vollkommenem Schutz.

Von subatlantischen Elementen kommen hier noch *Quercus petraea, Abies alba* (selten), *Hedera helix* und vor 100 Jahren noch *Taxus baccata* vor. Paczoski betont, daß für die Gliederung in Waldtypen die Zusammensetzung der Baumschicht maßgebend ist. Die Mikromosaikstruktur aller Urwälder, die durch die wechselnden Lichtverhältnisse, durch das in allen Stadien der Verwesung am Boden liegende Holz und durch das Mikrorelief des Bodens (Anhebung der Bodenoberfläche durch die flachstreichenden Wurzeln der alten Bäume) bedingt wird, hat zur Folge, daß der Unterwuchs sehr heterogen ist.

Um den Aufbau der Baumschicht zu erfassen, verwendet Paczoski die Stammzahl pro Hektar und den Stammdurchmesser in Brusthöhe für die einzelnen Arten, wobei nur Stämme mit über 10 cm Durchmesser berücksichtigt werden. Als Beispiel kann ein Hainbuchen-Kiefernbestand dienen (Tab. 1.33).

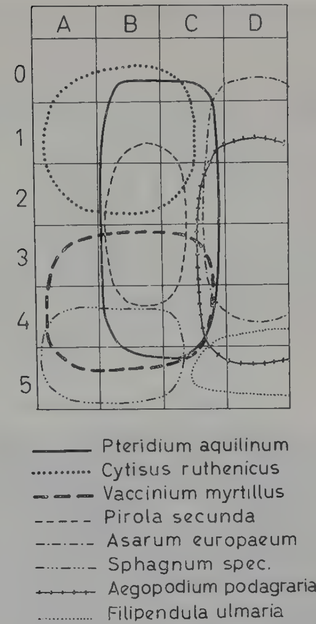


Abb. 1.10.10: Verbreitung der wichtigsten Waldarten in der Mischwaldzone Osteuropas in Abhängigkeit von Bodenfeuchtigkeit (0–5) und dem Nährstoffgehalt des Bodens (A–D) (vgl. Abb. 1.10.9).

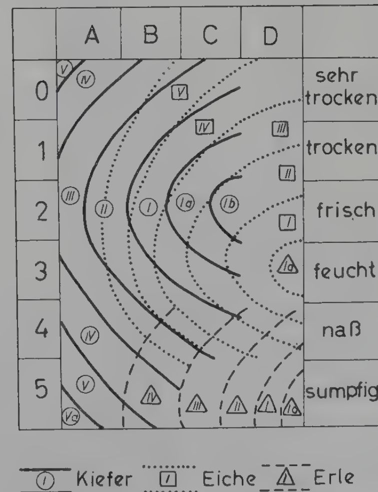


Abb. 1.10.11: Die Abhängigkeit der Wüchsigkeit (Bonität I = beste, Bonität V = schlechteste) hundertjähriger Bestände von der Bodenfeuchtigkeit (0–5) und der Bodenart (A–D) (vgl. Abb. 1.10.9). Baumarten: Kiefer (Kreise), Eiche (Quadrate), Erle (Dreiecke).

Tab. 1.33: Carpinetum pinetosum: Zahl der Stämme auf 1 Hektar

Durchmesser-Klassen (in cm)	10–20	–30	–40	–50	–60	–70	–80	–90
Carpinus betulus	14	24	66	50	6	1		
Picea abies	81	29	15	15	13	15	8	1
Quercus robur	1	3	5	3	3	1	0	1
Pinus sylvestris	0	0	0	1	0	5	1	1
Populus tremula	0	0	0	0	4	0	2	

Dazu kommen 5 *Acer platanoides* (∅ 9, 19, 21, 26 und 32 cm)
4 *Betula verrucosa* (∅ 29, 51, 52 und 69 cm)
3 junge *Sorbus aucuparia* (∅ 3, 6 und 8 cm)
35 *Corylus avellana*-Sträucher.

Die Stammzahlanalyse ergibt somit in diesem Falle pro Hektar 375 Stämme, davon 161 *Carpinus* (mittl. ∅ 26,1 cm), 171 *Picea* (mittl. ∅ 28,3 cm), 17 *Quercus* (mittl. ∅ 42,6 cm), 8 *Pinus* (mittl. ∅ 63,3 cm), 6 *Populus* (mittl. ∅ 58,3 cm).

Interessant ist das starke Vorherrschen von *Picea* mit besonders vielen Jungbäumen, aber auch einigen wenigen großen Stämmen. Über das Alter sagt der Stammdurchmesser nichts aus. Bei den anderen vorherrschenden Baumarten liegt das Maximum der Stammzahl fast immer bei mittleren Größen. Das abweichende Verhalten der Fichte ist darauf zurückzuführen, daß ihre Sämlinge günstige Wuchsbedingungen auf alten, am Boden liegenden Stämmen und auf Baumstümpfen finden, also auf saurem Substrat und unter günstigeren Lichtverhältnissen in den Kronenlücken. Sobald sich diese schließen, kümmern jedoch die Bäume und sterben ab; nur einzelnen gelingt es, sich durchzusetzen und diese bilden besonders hohe und starke Bäume, die über das Kronendach hinausragen. In einem bewirtschafteten Wald ohne totes Holz und ohne Kronendachlücken könnte sich die Fichte nicht halten. Die mehr Licht verlangende Kiefer hat diese Möglichkeit, sich in kleinen Lücken zu verjüngen, nicht. Sie ist deshalb nur durch besonders starke Stämme in der obersten Baumschicht vertreten; die Verjüngung erfolgt nur nach großflächiger Lichtung durch Katastrophen. Die einzelnen starken Espen und Birken sind ebenfalls Zeugen einer früheren Lichtung, auf der sie als Vorhölzer heranwuchsen. Die jungen Ebereschen werden durch Vögel ausgesät und haben keine Möglichkeit heranzuwachsen; auch die Eicheln werden durch den Häher verbreitet und einzelnen Bäumen gelingt es, sich kräftig zu entwickeln.

Was nun die Waldgesellschaften anbelangt, so unterstreicht Paczoski, daß *sie sich im Urwald nicht abgrenzen lassen und ineinander übergehen.* Man kann nur abstrakte Typen aufstellen.

Die wichtigsten als «Grud» bezeichneten Gesellschaften in Bialowiyesh sind die

Carpineta

Auf 14 Probeflächen (Größe je 1 ha) wurden folgende Stammanteile der einzelnen Baumarten in % festgestellt:

Carpinus 44,4%	*Picea* 35,9%	*Acer* 8,8%	*Tilia* 6,7%
Quercus 2,3%	*Fraxinus* 0,7%	*Ulmus* 0,5%	*Betula* 0,06%
Alnus 0,03%	*Populus* 0,03%	*Malus* 0,03%	

Die wichtigste aufbauende Art des Bestandes ist *Carpinus*. *Picea* ist mehr ein Eindringling, der zwar der Stammzahl nach stark vertreten ist, aber meist kümmert. *Quercus* steht oft an staunassen Stellen und wächst gut, auch *Fraxinus* sowie *Ulmus scabra* (= *montana*) bevorzugen ebenfalls lokale feuchtere Stellen im Bestand. Die Strauchschicht ist schwach ausgebildet. *Corylus* entwickelt sich nur in feuchten lichteren Varianten; *Euonymus europaeus* oder *E. verrucosus*, *Daphne* und *Hedera* kommen selten vor. *Tilia* tritt stellenweise als Strauch auf.

Die Krautschicht fehlt bei dichtem Kronenschluß ganz, nur im Frühjahr entwickelt sich ein *Anemone nemorosa*-Teppich mit *A. ranunculoides*, weniger häufig auch *Hepatica triloba*.

An lichten Stellen wachsen, aber in wechselnder Zusammensetzung: *Isopyrum thalictroides*, *Ranunculus lanuginosus*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria officinalis*, *Gagea*-Arten (selten), *Corydalis solida* (*C. cava* selten), *Allium ursinum* (nur stellenweise in Massen), *Dentaria bulbifera*, *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa* (stellenweise viel), *Carex digitata*, *C. sylvatica*, *Milium effusum*, *Geranium robertianum*, *Sanicula europaea*, *Aegopodium podagraria*, *Phegopteris dryopteris* (stellenweise viel), *Equisetum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Ajuga reptans*, *Viola sylvatica*, *V. mirabilis* (nicht überall), *Glechoma hederacea*, *Dactylis glomerata*, *Hordelymus europaeus* (nicht überall), *Bromus benekeni*, *Brachy-*

podium sylvaticum, Lathraea squamaria, Stachys sylvatica, Lapsana communis, Neottia nidus-avis, Asperula odorata (flächenweise dekkend), *Orobus vernus, Actaea spicata, Cardamine impatiens, Epilobium montanum* u. a. Man sieht, daß je nach den Lichtverhältnissen auch die schattenliebenden mitteleuropäischen Buchenwaldpflanzen reichlich vertreten sind.

An feuchten Standorten mit mehr *Acer, Fraxinus* und *Ulmus* findet man viel *Corylus* und am Boden verbreitet *Mercurialis perennis*, mehr *Hordelymus, Asperula* und *Sanicula*, oft flächenmäßig *Urtica dioica* und vereinzelt *Arctium nemorosum*. Die Baumschicht ist dann folgende:

Carpinus	*Picea*	*Acer*	*Fraxinus*
46,2%	28,6%	13,1%	12,2%
Ulmus	*Betula*	*Populus*	*Pinus*
3,5%	0,6%	0,6%	einz. Bäume

Carpinetum quercetosum

Diese Gesellschaft ist an ärmere Böden gebunden, auf denen sich *Carpinus* schwächer entwikkelt (∅ unter 20 cm), während die Eiche einen höheren Anteil erreicht und Stämme von 1,5 m



Abb. 1.10.12: Urwald von Bialowiyesh (Polen): Dreihundertjährige Eichen im Laubmischwald (Tilio-Carpinetum) auf guten Böden (Foto A. W. Sokolowski).

Ø bilden kann. Auf einem Hektar findet man folgende Stammzahlen: 250 *Carpinus,* 75 *Quercus,* 82 *Picea,* 22 *Acer; Pinus, Betula,* aber auch *Populus tremula* kommen hinzu. Die Krautschicht ist wenig entwickelt, anspruchslose Arten treten auf, wie *Rubus saxatilis, Convallaria majalis, Ramischia secunda,* häufig *Vaccinium myrtillus,* aber selten *V. vitis-idaea.*

Carpinetum pinetosum
Die Zusammensetzung der Baumschicht von dieser Gesellschaft wurde bereits auf p. 140 angegeben. Der Boden ist noch ärmer, so daß *Carpinus* und *Quercus* kleiner bleiben, dagegen *Picea* sich besser entwickelt; *Pinus* ist zwar wenig zahlreich, aber für diese Bestände besonders bezeichnend. Im Unterwuchs findet man neben den üblichen Laubwaldarten *(Asperula, Dentaria, Ajuga,* viel *Carex digitata)* besonders *Vaccinium myrtillus* mit *Ramischia secunda, Rubus saxatilis* sowie *Lycopodium annotinum.*

Querceta
Die als «Dubrawa» bezeichneten Eichenwälder kommen dort vor, wo die Standortsbedingungen *Carpinus* nicht zusagen. Auf armen trockenen Böden dominiert *Quercus petraea,* also eine typische westeuropäische Art an ihrer Ostgrenze, auf feuchten Böden dagegen ist *Quercus robur* bestandbildend. Auf sehr armen trockenen Böden nimmt der Anteil von *Pinus* zu, auf moorigen Böden auch *Betula.* Im einzelnen gehen wir auf diese Gesellschaften nicht ein. Auch Piceeta und Pineta sind vertreten, in denen Fichte oder Kiefer miteinander oder jede mit Laubholzarten gemischt wachsen (Abb. 1.10.12 und 1.10.13).

Andere Mischwälder
In den südöstlichen Nadel-Laubmischwäldern im Gebiet von Moskau nimmt der Anteil der Nadelbäume durch die Forstwirtschaft zu.

Nach Kahlschlag oder Waldbrand kommen in diesen Wäldern als Vorhölzer die Birke und die Espe auf, erst später stellen sich die Baumarten der Schlußgesellschaft ein (unter Espen langsamer als unter Birken), wobei die Eiche sich schwerer verjüngt als die Fichte. Durch die Forstwirtschaft wird meistens die letztere begünstigt. Bei wenig rationeller Waldnutzung bleibt der Anteil der Birken sehr hoch; Fichten-, Birken- oder Birken-Fichten-Wälder sind deshalb weit verbreitet, ebenso birkenreiche Bruchwälder (vgl. Anhang Abb. 1).

Östlich der Volga treten schon sibirische Nadelbaumarten hinzu. Um Kasan werden die besseren Böden auf karbonatreichem Muttergestein von *Abies sibirica* bevorzugt. Je mehr man sich dem Ural nähert, desto größer wird die Bedeutung von *Abies,* desto mehr verringert sich der Anteil von *Ulmus* und *Acer; Quercus* verschwindet fast ganz; es bleibt nur *Tilia* nach. Auch in der Krautschicht nehmen europäische Arten immer mehr ab, dagegen östliche Arten deutlich zu, wie z. B. *Aconitum excelsum, Knautia tatarica, Cicerbita gmelinii, Cacalia hastata* (= *Senecio sagittatus*), *Bupleurum aureum* u. a.; auch Farne (*Athyrium filix-femina, A. crenatum* und *Dryopteris linnaeana*) werden häufiger.

Die Kiefernwälder der Ukraine
Die verschiedenen Kiefernwälder sind in besonders vielfachen Kombinationen im Polesye-Gebiet (von less, russ. = Wald) oder Polesien vertreten. Es ist das bewaldete Gebiet der NE-Ukraine nördlich der Linie Zhitomir – Kiew und südlich vom Pripyet-Becken (auch als «Rokitno-Sümpfe» bezeichnet). Diese Waldtypen wurden von Kleopov (Karte der Ukraine) sehr genau untersucht. Nährstoffgehalt des Bodens und Bodenfeuchtigkeit sind für ihre floristische Zusammensetzung ausschlaggebend. Unterschieden werden, wie bereits ausgeführt (p. 137):

1. Reine Kiefernwälder (Pineta)
2. Eichen-Kiefernwälder (Querceto-Pineta)
3. Eichenmischwald-Kiefernwälder (Nemoreto-Pineta)
4. Laubwald-Kiefernwälder (Carpino-Nemoreta-Pineta), also mit *Carpinus betulus* (Sugrudki).

Innerhalb jeder dieser 4 Gruppen, die vom Nährstoffreichtum des Bodens abhängen (vgl. Abb. 1.10.7), unterscheidet man Untergruppen nach der Bodenfeuchtigkeit.

Reine Kiefernwälder (Pineta)
Bei den reinen Kiefernwäldern sind es im wesentlichen die von Sukachev für das boreale Gebiet unterschiedenen Reihen, die von den Pineta hylocomiosa ausgehen (Schema, p. 377), die von Kleopov als Assoziationen etwas anders benannt werden, wobei in der Ukraine die nördlich-borealen Arten zurücktreten und südliche dazukommen.

Folgende Assoziationen unterscheidet Kleopov:

1. Pinetum hylocomiosum: Es dominiert *Vaccinium vitis-idaea,* aber der Ginster *(Cytisus ruthenicus)* und *Peucedanum oreoselinum* so-



Abb. 1.10.13: Bialowiyesh-Urwald (Polen): Fichtenwald mit Eiche auf weniger guten Böden (Foto SOKOLOWSKI).

wie *Thymus serpyllum* sind häufig. Nach Waldbränden bedeckt *Calluna vulgaris* den Boden. Das Grundwasser steht in 2–4 m Tiefe. Die Böden sind podzolig.

2. Pinetum myrtillosum (Grundwasser bei 1–2 m): Die Podzole weisen einen mächtigen Bleichhorizont und Gleybildung auf.

In der Baumschicht kommt *Betula alba, Populus tremula* und *Pyrus communis* vor, in der Strauchschicht *Rubus idaeus* und *R. caesius,*

Sorbus aucuparia, Cytisus ruthenicus und *Salix cinerea.* In der Krautschicht dominiert *Vaccinium myrtillus* mit *Molinia coerulea,* aber auch *Luzula pilosa;* die Moosschicht ist deckend. Auf Lichtungen breitet sich *Nardus stricta* aus, als Vorholz stellt sich *Betula pendula* ein.

3. Pinetum uliginoso-ledosum: Das ist bereits ein für das kontinentale Klima typisches Waldhochmoor bei einem Grundwasserstand in 0,5–1 m Tiefe auf Torfboden.

In der Baumschicht wächst *Betula alba,* in der Strauchschicht der betäubend riechende Sumpfporst *(Ledum palustre)* mit *Vaccinium uliginosum* und *Salix* ssp. Die Moosschicht wird von *Sphagnum* spp. gebildet und an solchen torfigen Stellen treten typische Moorpflanzen auf *(Eriophorum vaginatum, Chamaedaphne calyculata, Vaccinium oxycoccus, Carex pauciflora* u. a.). Auf Lichtungen dominiert *Polytrichum commune* mit *Molinia coerulea*-Herden.

Diese drei Assoziationen bilden bei einem welligen Relief eine typische Catena, d. h. eine Reihe von der Erhebung bis in die Senken. Sie fängt auf den Dünenkämmen mit einem Pinetum cladinosum an (Boden nur mit Flechten bedeckt, Abb. 1.10.8).

Eine Sonderstellung nehmen die Steppen-Kiefernwälder (Pineta substepposa) ein, vor allem auf den linken sandigen Dnyepr-Terrassen mit kalkhaltigem Boden. Auch sie sind flechtenreich, aber es sind andere Arten als auf armen Sanden, nämlich *Cladonia mitis, C. alcicornis* mit den Moosen *Tortula ruralis, Polytrichum piliferum,* im Frühjahr mit Ephemeren, wie *Poa bulbosa, Myosotis arenaria, Veronica verna, Arabidopsis thaliana, Holosteum umbellatum, Cerastium sergi.* Im Sommer sind kennzeichnend *Euphorbia segueriana, Helichrysum arenarium, Calamintha acinos, Kochia arenaria, Thymus odoratissima, Hieracium pilosella, Verbascum phlomoides, Potentilla argentea, Secale fragile* (vgl. Rastitel'nost 1980).

Diese Gesellschaft ist fast identisch mit der von Volk (1931) ökologisch untersuchten Hochterrassen-Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene (Sandhausen bei Heidelberg, vgl. p. 180), auch dort sind die Sande kalkhaltig. Bei stärkerer Beschattung durch Kiefern wird der Kalk in den oberen Schichten ausgelaugt und es treten typische boreale Kiefernwaldarten auf, wie *Chimaphila (Pyrola) umbellata, Ramischia (Pyrola) secunda, Pyrola rotundifolia, Melampyrum pratense, Lycopodium clavatum.*

In beiden Fällen treten bei schwächerer Beschattung auf: *Festuca* spec. *Artemisia campestris, Ajuga genevensis, Poa angustifolia, Peucedanum oreoselinum, Polygonatum officinale, Vincetoxicum officinale, Veronica spicata, Sedum* spec., *Viola arenaria, Chondrilla juncea, Genista tinctoria, Linaria vulgaris* u. a.

Natürlich sind die Winter in der Oberrheinischen Tiefebene sehr viel milder als auf den Dnyepr-Terrassen, aber für den Unterwuchs sind die ökologischen Verhältnisse im Sommer ausschlaggebend; der Besenginster, *Cytisus (Sarothamnus) scoparius* im Kiefernwald bei Sandhausen hält den osteuropäischen Winter nicht aus.

Eichenreiche Kiefernwälder (Querceto-Pineta)

1. Querceto-Pinetum herbopteridosum:
   In dem Unterwuchs herrscht der Adlerfarn *(Pteridium aquilinum)* vor bei Grundwasser in 3–4 m Tiefe; dazu kommen *Genista tinctoria* und *Cytisus* spec. sowie *Rubus saxatilis.* Es werden in diesem Falle 3 Subassoziationen unterschieden:
   a) auf leichten Böden eine eichenarme, aber moosreiche,
   b) eine typische, mit Eichen in der unteren Baumschicht ohne geschlossene Moosschicht und
   c) eine auf schweren Böden, reich an Eichen und infolge der Blattstreu arm an Moosen. Entsprechend ändert sich der Unterwuchs: Kiefernwaldarten nehmen von a–c ab, die Laubwaldkräuter dagegen zu. Die Kiefer verjüngt sich in den eichenreichen Wäldern nach Waldbränden. Werden die Wälder beweidet, so tritt Vergrasung durch *Festuca ovina* ein. Bemerkenswert ist das Vorkommen von dem gelbblühenden *Rhododendron flavum (Azalea pontica),* einem Relikt des Pleistozäns oder der postglazialen Wärmezeit mit rezenter Verbreitung im Kaukasus-Anatolien und einer Exklave in den Vorkarpaten. Ein ähnliches Relikt ist auch *Daphne cneorum.*
2. Querceto-Pinetum myrtillosum:
   Man findet diesen heidelbeerreichen Eichen-Kiefernwald bei einem Grundwasserstand von etwa 1,5 m auf podzolierten lehmigen und vergleyten Sanden mit vorherrschendem *Vaccinium myrtillus,* das auf schweren Böden durch *Carex brizoides* verdrängt wird. Wo kristalline Gesteine nahe an die Oberfläche treten, bildet *Rhododendron flavum* ein

1–1,5 m hohes Unterholz, das sich nach Bränden leicht vegetativ erneuert.
Bei Böden mit fließendem Grundwasser überwiegen anspruchsvolle Arten (*Sanicula, Aquilegia, Melica nutans, Brachypodium sylvaticum, Dactylis* und Farne).

3. Querceto-Pinetum ledosum
Der porstreiche Eichen-Kiefernwald wächst bei Staunässe auf Gleyböden und lehmigen Sanden und bildet eine torfartige Humusschicht. Es kann *Alnus glutinosa* auftreten und *Ledum palustre* im Unterwuchs deutet eine Moorbildung an.

Laubwaldartiger Eichen-Kiefernwald (Querceto-Pinetum nemoro-herbosum)
Diesen Übergang zu reinen Laubwäldern findet man auf Böden mit Lößbeimischung. Neben wenigen Kiefern und Kieferwaldarten ist eine reichliche Laubwaldflora vorhanden mit schwach ausgebildeter Moosschicht. Bei großer Trockenheit findet man das Querceto-Pinetum substeposum mit einer Mischung aus Steppenarten (sogar *Stipa ioannis* u. a.), aber dazu typische Arten des trockenen Kiefernwaldes (*Lycopodium complanatum,* Pirolaceen u. a.). Besonders gekennzeichnet sind gerade diese Wälder durch das häufige Vorkommen der Reliktart *Daphne cneorum.*

Carpino-Nemoreto-Pineta
Diese stehen schon den reinen Laubwäldern nahe; die Kiefer, ein Bestandteil der oberen Baumschicht, fehlt jedoch meist den anderen Schichten. Eine Verjüngung ist für sie schwierig, da in der Strauchschicht die Hasel stark vertreten ist. Die Hainbuche wird im Wuchs gehemmt, weil sie sich nahe an ihrer östlichen Verbreitungsgrenze befindet. Wird die Kiefer durch den Menschen herausgeschlagen, dann verbleibt ein reiner Laubwald. Nur an lichten Stellen treten noch Vertreter der Kiefernwälder auf (*Cytisus ruthenicus, Pteridium aquilinum* u. a.). Häufig ist in der Krautschicht *Rubus saxatilis,* in Senken auch noch *Vaccinium myrtillus,* auf Gleypodzolen Farne.

Genauer werden diese Kiefernwälder und ihre Ersatzgesellschaften (Wiesen) bei WALTER 1974 (S. 119–129) besprochen.

1.10.2 Zono-Ökoton VI/VII der Waldsteppe Osteuropas

Dieses Zono-Ökoton bildet den Übergang von den Laubwäldern des ZB VI zu den baumlosen Steppen des ZB VII.

Es ist ein Makromosaik von beiden. Zuerst herrscht der Wald vor und die Wiesensteppe tritt nur inselförmig auf. Diese Inseln werden mit zunehmender Aridität des Klimas immer größer, bis schließlich die Steppen überwiegen und der Wald immer kleinere Inseln bildet und schließlich ganz verschwindet.

Die Wälder entsprechen denen des ZB VI. Wir haben sie bereits besprochen, auch ihre letzten Ausläufer, die Bairaken.

Die andere Komponente, die Wiesensteppen, sollen im nächsten Abschnitt mit den übrigen Steppen des ZB VII behandelt werden (vgl. p. 146).

Teil 2: Subzonobiom VII der semiariden Steppen Eurasiens

2.0.1 Allgemeine Vorbemerkungen zum Zonobiom VII

Die ariden Gebiete im weitesten Sinne nehmen in Eurasien eine enorme Fläche ein und erstrekken sich von der Donau-Mündung bis fast zum Gelben Meer und werden im Süden unter Einbeziehung Zentralasiens vom Himalaya begrenzt.

In so weiten Räumen ändert sich der Ariditätsgrad sehr wesentlich. Es ist deshalb notwendig, vier Subzonobiome zu unterscheiden. Es sind bei der Biomgruppe Eurasien, die wir in diesem Band behandeln:

1. Subzonobiom der semiariden Steppenzone = VII, Teil 2
2. Subzonobiom der ariden Halbwüstenzone = VII a, Teil 3 und 4
3. Subzonobiom der extrem ariden Zone = VII (r III), Teil 5 und 6, d. h. mit Regenverhältnissen (r) wie im Zonobiom III, von dem es sich durch die kalten Winter unterscheidet
4. Subzonobiom der kalt-ariden Hochplateau-Wüsten = VII (tIX), Teil 7, d. h. mit Temperaturverhältnissen wie im arktischen Zonobiom IX

Auf die Biomgruppen Nordamerikas, Südamerikas und Neuseelands kommen wir im Bd. 4 zurück.

2.0.2 Die Waldsteppe als Übergangszone (Zono-Ökoton VI/VII)

Unter «Steppe» (von russisch «Step») verstehen wir nur die baumlosen Grasländer der gemäßigten semiariden Klimazone, also die euroasiatischen Steppen, die nordamerikanische Prärie, die argentinische warmgemäßigte Pampa und kleine Gebiete in Patagonien sowie im Otago-Gebiet Neuseelands.

Das Zono-Ökoton VI/VII bildet somit den Übergang von dem gemäßigten Laubwald (ZB VI) zu den Steppen, ähnlich wie das Zono-Ökoton II/III von dem laubabwerfenden tropischen Wald des ZB II zu dem tropischen trockenen Grasland der Vorwüste überleitet. In den Tropen ist diese Übergangszone eine klimatisch bedingte Savanne (Bd. 2 S. 124–133), d. h. eine Grasvegetation mit zerstreut darin wachsenden einzelnen Holzpflanzen. In den gemäßigten Zonen kommen dagegen solche Savannen nicht vor. *Denn die Waldsteppe ist ein Makromosaik aus Wald- und Steppeninseln,* d. h. sie entspricht mehr den tropischen Parklandschaften.

Der Antagonismus zwischen den Holzpflanzen und den Gräsern in der gemäßigten Zone ist noch ausgeprägter, so daß ein Zusammenleben nicht möglich ist.

Das Wurzelsystem der Gräser, die unter den Gramineae zu der nicht tropischen Unterfamilie der Festucoideae gehören, besitzen ein noch intensiveres, d. h. ein noch feinverzweigteres Wurzelsystem, als die tropischen Gräser (Abb. 2.0.1). Man hat z. B. bei einer freistehenden Roggenpflanze, die einen Boden 1,6 m tief und ebensoweit in radialer Richtung durchwurzelt, eine Gesamtlänge des Wurzelsystems mit den Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung im Präriegebiet Kanadas von 80 km gemessen, bei Weizen etwa 70 km und beim Flughafer sogar über 85 km!

Daraus ersieht man, wie dicht durchwurzelt der Boden unter einer Grasnarbe sein kann, so daß ein Keimling von Laubhölzern, der sich in den ersten Jahren sehr langsam entwickelt, keine Möglichkeit hat, Fuß zu fassen (Abb. 2.0.2).

Die Rolle der Savannengehölze übernehmen in der Steppe perennierende Kräuter mit unterirdischen Speicherorganen (Hemikryptophyten und Geophyten), sofern die Gräser nicht alles im Boden vorhandene Wasser während der Vegetationszeit verbrauchen. Die Kräuter sind deshalb im nördlichen feuchten Steppengebiet stark vertreten, in den südlichen trockenen dagegen mehr vereinzelt (vgl. dazu die Ausbildung der Wurzelsysteme in der südlichen Steppe Abb. 2.3.10).

Niedrige Sträucher, wie *Amygdalus nana, Spiraea hypericifolia, Caragana frutex* kommen in der Steppe vor, aber meist nur dort, wo sie vor der Wurzelkonkurrenz der Gräser geschützt

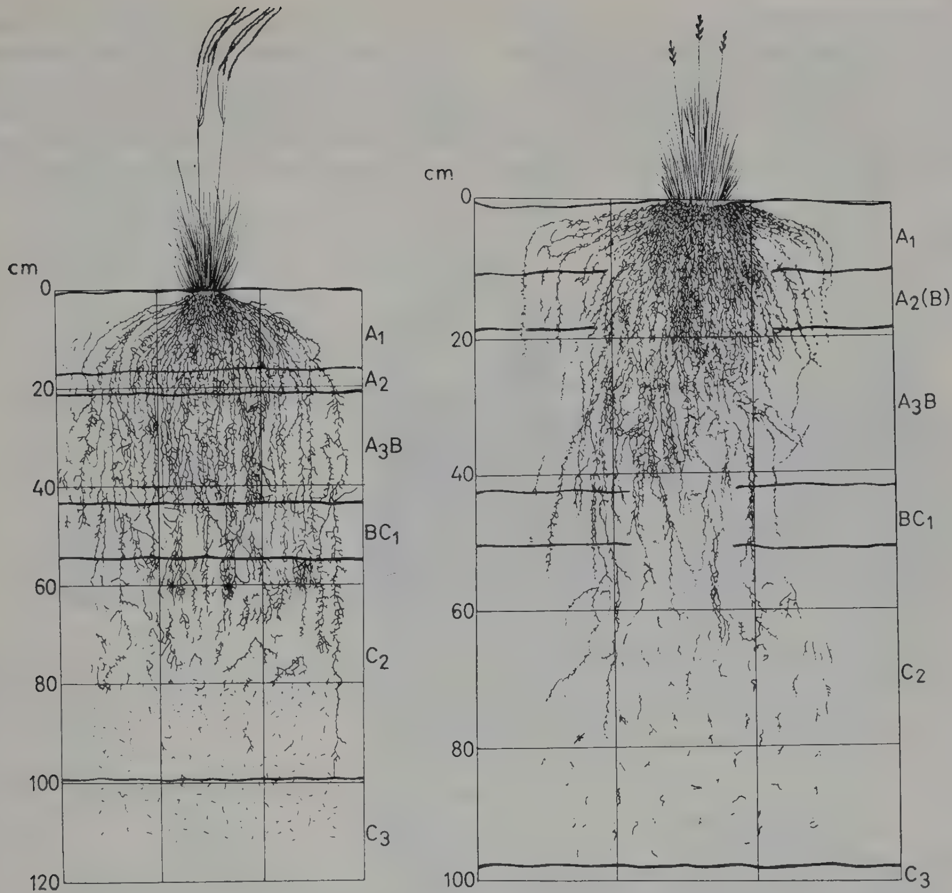


Abb. 2.0.1: Intensives Wurzelsystem von typischen Steppengräsern *Stipa lessingiana* (links) und *Festuca sulcata* aus der südlichen Steppenzone auf leicht solonzierten Kastanozemen (nach SHALYT 1950).

sind, z. B. an lokalen Stellen mit steinigem Boden, der für das intensive Wurzelsystem der Gräser ungünstig ist, oder auf ausgeworfenen Erdhaufen der Nagetiere.

Innerhalb des Zono-Ökotons VI/VII nimmt in der Richtung von WNW nach ESE der Jahresniederschlag ständig ab und die Sommertemperatur zu, somit auch die potentielle Evaporation. Innerhalb der Waldsteppenzone verläuft die Grenze zwischen dem semihumiden und dem semiariden Gebiet, in dem schon die jährliche potentielle Evaporation den Jahresniederschlag übertrifft.

2.1 Das Klima

Die Änderungen des Großklimas vollziehen sich im ebenen Gelände Osteuropas so gleichmäßig, daß die Klimadiagramme der Stationen die zunehmende Aridität der Waldsteppen-, Steppen- und Halbwüstenzonen deutlich widerspiegeln (Abb. 2.1.1–2.1.5). Die gestrichelt eingezeichnete Hilfskurve (Maßstab 10° C = 30 mm, zur Kennzeichnung einer Trockenzeit) zeigt bei den Klimadiagrammen der Waldzone, daß im Sommer im Mittel vieler Jahre keine Trockenzeit vorhanden ist (Hilfskurve verläuft oberhalb der Temperaturkurve), bei den Klimadiagrammen der Waldsteppe ist sie dagegen im Hoch- bis Spätsommer immer vorhanden, bei denen der Steppenzone ist die Trockenzeit nicht nur sehr ausgesprochen, sondern es tritt im Spätherbst auch eine Dürrezeit (punktierte Fläche) auf. Bei den Stationen der Halbwüste hält diese Dürre während der ganzen Vegetationszeit an (Abb. 2.1.4).

Im Band 1 wurde das Ökosystem des «Laub-

Abb. 2.0.2: Bodenprofil des Gewöhnlichen Chernozem, dicht mit den Wurzeln der Steppengräser durchsetzt und dazwischen das extensive Pfahlwurzelsystem der Kräuter (nach SHALYT 1950). 1 *Euphorbia segueriana*, 2 *Festuca sulcata*, 3 *Salvia nutans*, 4 *Stipa lessingiana*.

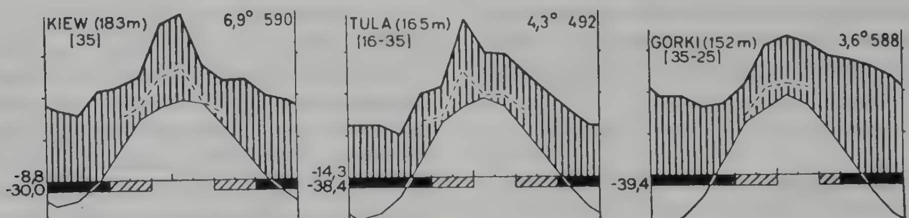


Abb. 2.1.1: Klimadiagramme aus der südlichsten Waldzone. Von West nach Ost: Kiev, Tula und Gorki (Lage s. Abb. 2.1.5). Dürre- und Trockenzeit fehlen, Klima humid.

waldes an der Worskla» genauer behandelt und dabei festgestellt, daß der Wald auf den Euklimatopen im Mittel die gesamte Jahresniederschlagsmenge durch Evapotranspiration verbraucht, d. h. daß kein Wasser durch den Boden zum Grundwasser sickert. Er liegt gerade an der Wald-Steppengrenze. Auf ungünstigeren Biotopen, z. B. an Südhängen oder auf Flächen mit schweren Böden, von denen ein großer Teil der Schmelzwässer im Frühjahr abfließt, reicht der Wasservorrat im Boden für den Wald nicht mehr aus, wohl aber für die Steppenvegetation.

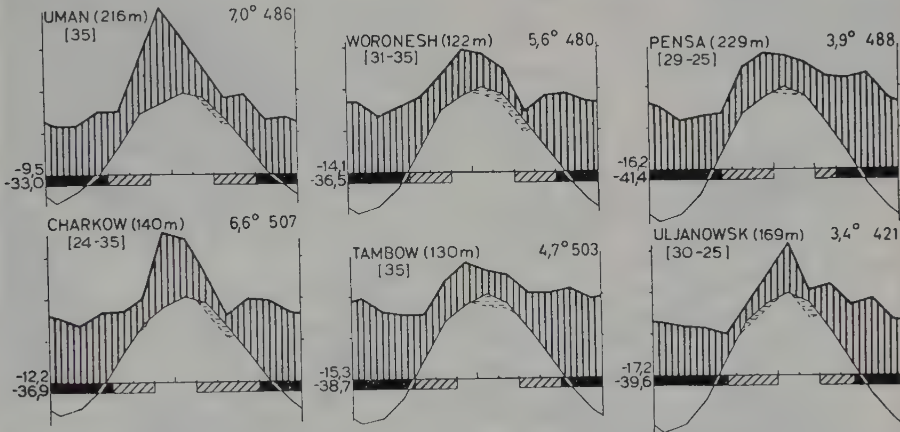


Abb. 2.1.2: Klimadiagramme von Stationen in der Waldsteppenzone: Von West nach Ost: Uman, Kharkov, Voronezh, Pensa, Tambov und Ulyanovsk (Lage s. Abb. 2.1.5). Dürrezeit fehlt, Trockenzeit vorhanden. Klima schon semiarid.

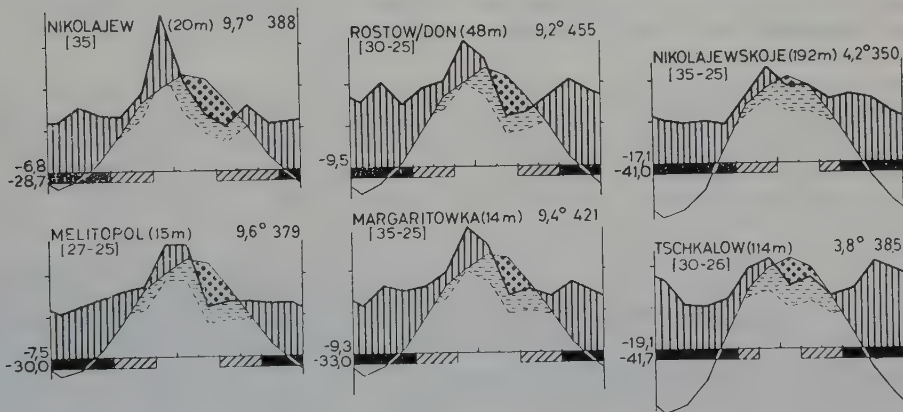


Abb. 2.1.3: Klimadiagramme von Stationen in der Federgras-Steppenzone: Nikolayev (unweit Odessa), Rostov am Don, Nikolayevskoya, Melitopol, Margaritovka und Chkalov (Orenburg). Lage s. Abb. 2.1.5. Kurze Dürrezeit tritt auf.

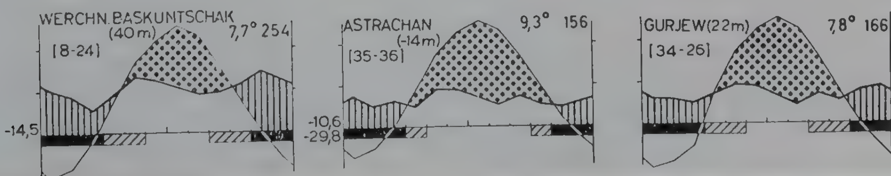


Abb. 2.1.4: Klimadiagramme von Stationen der Halbwüstenzone: Verkhniy Baskunchak, Astrakhan und Guryev (Lage s. Abb. 2.1.5). Klima sehr arid mit langer Dürrezeit.

Das Vegetationsmosaik wird einerseits durch das Kleinklima (Exposition), andererseits aber auch durch die Bodenart bedingt.

Wir können deshalb beobachten, wie im nördlichen Teil der Waldsteppe zunächst die Steppenvegetation nur an südlichen Hängen auftritt, während der Wald im südlichen Teil sich immer mehr auf die Nordhänge und in die feuchteren Täler zurückzieht, um schließlich nur noch als niedriger Bestand in einzelnen Schluchten zu wachsen (Abb. 2.1.6). Die Rolle der Bodenart besteht darin, daß die Waldbestände auf leich-

Abb. 2.1.5: Klimatische Gliederung des südlichen Osteuropa: I Humides Waldklima, II semiarides Waldsteppenklima (ZÖ VI/VII), III arideres Steppenklima (sZB VII) und IV stark arides Halbwüstenklima (sZB VIIa). Lage der Stationen von Abb. 2.1.1–2.1.4 (deutsche Transkription wie bei Klimadiagrammen).

Abb. 2.1.6: Waldsteppenzone im Gebiet Voronezh mit Eichenwaldinsel (ganz im Hintergrund) auf Anhöhe und kleine Waldbestände in Schluchten. Blühendes Federgras *Stipa lessingiana* (Foto B. KELLER).



Abb. 2.1.7: Geomorphologische Gliederung der Ukraine (mit deutscher Transkription).

ten Böden ohne oberflächlichen Abfluß wachsen, die Steppen dagegen auf schweren Böden mit stärkeren Wasserverlusten durch Evaporation. Aber auch die Schneeverteilung spielt eine Rolle: Von den offenen Steppenflächen wird der Schnee durch die Winterstürme abgeweht und in den Wäldern angereichert, so daß diese zusätzlich Wasser erhalten. Selbst die geringe Änderung der Höhenlage spielt eine Rolle. Im NW der Ukraine erreicht das Wolynisch-Podolische Plateau zwischen südlichem Bug und Dnyepr eine Höhe von 392 m, nördlich von Berdyansk-Mariupol das Asov-Plateau 236 m und der Donetz-Höhenrücken 369 m (Abb. 2.1.7). Diese Höhen erhalten etwas mehr Regen, was bereits genügt, um die Wälder zu begünstigen. Aber von noch größerer Bedeutung als die kleinklimatischen Unterschiede für die Verteilung von Wald und Steppe sind die Bodenverhältnisse.

2.2 Die Böden

Ebenso wie in der Savanne (Bd. 2, p. 129–131) begünstigen auch in der Steppe die feinkörnigen Böden mit hoher Wasserkapazität den Graswuchs, also die Lößböden mit hohem Schluffgehalt und einem Schwarzerde-Bodenprofil, während man den Wald auf leichten, gut dränierten Böden findet, wie es schematisch auf Abb. 2.2.1 gezeigt wird.

Da das Klima in der Waldsteppenzone bereits semiarid ist, kommt es in abflußlosen kleinen Senken öfters zu einer Bodenverbrackung, z. B. auf den sehr ebenen Terrassen des linken Dnyeprufers. Es handelt sich um eine Sodaverbrackung (Solonzierung), die durch bestimmte Zeigerpflanzen angezeigt wird (vgl. Bd. 1, p. 36). In der Waldzone fehlen Brackböden ganz.

Daß der Bodenwasserfaktor für die Verteilung von Steppe und Wald in der Waldsteppe der entscheidende Faktor ist, wurde zum Glück schon Ende des vorigen Jahrhunderts erkannt, als es noch große Flächen der natürlichen Waldsteppe gab. Dokuchayev (1892) befaßte sich mehr mit dem Boden, Vysotzki (1904, 1905) dagegen mehr mit der Vegetation und dem Wasserhaushalt des Bodens. Der Wald verbraucht pro Hektar mehr Wasser als die Steppenvegetation. Als einen der Beweise kann die Tatsache dienen, daß der durchgehende Grundwasserspiegel unter dem Walde absinkt (Abb. 2.2.2), weil unter Wald (mit höherer Transpiration) weniger Wasser zum Grundwasser absinkt, in Trockenjahren überhaupt keines. Im September 1894 war für kurze Zeit nur noch nichtausnutzbares Wasser (unter 13% des Bodenfrischgewichts) verblieben (Abb. 2.2.3).

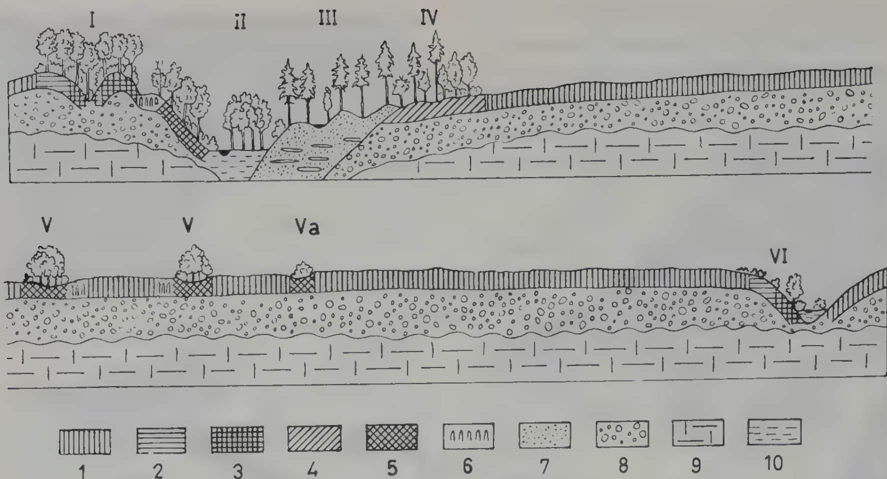


Abb. 2.2.1: Beziehungen zwischen Vegetation, Boden und Relief in der Waldsteppenzone (nach TANFILYEV und MOROZOV, stark verändert). 1 Tiefgründige, schlecht dränierte Schwarzerdeböden in ebener Lage mit einer Wiesensteppenvegetation, 2 degradierte Schwarzerden und 3 dunkel-graue Waldböden, beide gut dräniert, 4 besser durchlässige sandig-lehmige Waldböden, 5 hell-graue Waldböden, 6 Solonetz auf ebenen Terrassen oder um abflußlose Senken mit Soda-Anreicherung, 7 Fluvio-glaziale Sande, 8 Moränen-Ablagerungen oder lößartige Lehme, 9 Präglaziale Schichten, 10 Alluvium in den Flußtälern.
I Eichenwaldkomplexe auf gut entwässerten Erhebungen oder in Hanglage, II Auenwälder aus Eichen u. a., III Kiefernwälder auf armen Sanden mit einem *Sphagnum*-Moor in der nassen Senke, IV Kiefern-Eichenwälder auf lehmigen Böden, V Espenhain in kleinen Senken (Pod), in denen sich im Frühjahr das Schmelzwasser sammelt und langsam versickert (Böden im zentralen Teil ausgelaugt), Va desgl., aber nur mit Weidengebüsch, VI Schlucht-Eichenwald, am oberen Rand mit Steppenbusch.

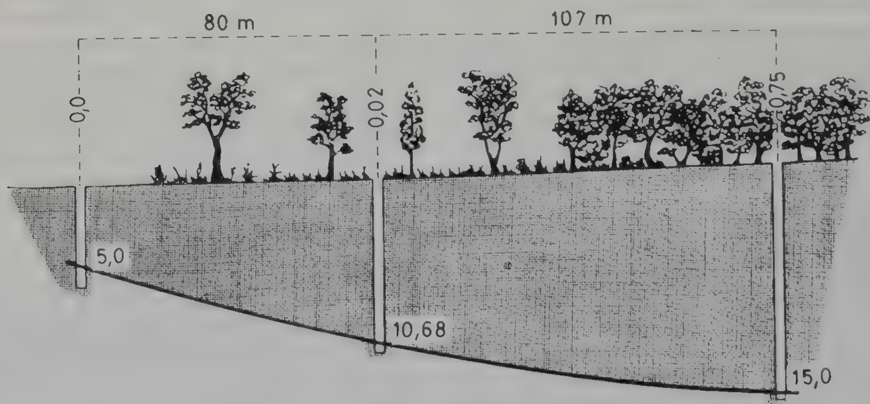


Abb. 2.2.2: Absinken des Grundwasserspiegels (Tiefe in m) im Forst Shipov (nach OTOZKI, aus WALTER 1968). Linkes Bohrloch in der Steppe, mittleres auf einer Schlagfläche, rechtes unter einem geschlossenen Waldbestand. Die Bodenoberfläche steigt von links nach rechts um 0,75 m an.

Eichenaufforstungsversuche zeigten, daß junge Bestände weniger Wasser verbrauchen; infolgedessen ist im Herbst der Wassergehalt des Bodens auf vergleichbaren Parzellen unter Jungwuchs größer als unter älteren Beständen (Abb. 2.2.4). Die Folge davon ist, daß an der Trockengrenze des Waldes, in jüngeren Beständen der Unterwuchs noch vorhanden ist, während er in alten Beständen, die lichter sind, verschwindet; denn der Baumbestand verbraucht während der Vegetationszeit restlos alles im Boden vorhandene Wasser. Das gilt na-

türlich nicht für alle Jahre, sondern für die Dürrejahre, die aber entscheidend sind. Auch in günstigen Jahren ist jedoch auf vergleichbaren Parzellen der im Herbst im Boden verbleibende Wasservorrat unter Wald am niedrigsten und unter Brache am höchsten (Tabelle 2.1).

Aufforstungsversuche gelingen im Steppengebiet zunächst gut, denn die Wasservorräte im Boden genügen zur Deckung der Transpiration des Jungbestandes, jedoch nicht für den größeren Wasserverbrauch der älteren Bestände. Diese Tatsache machte sich auch bei der Anlage von Windschutzstreifen zur Verhinderung der Schneeverwehungen im Winter und der heißen Staubstürme im Sommer bemerkbar. Mit zunehmendem Alter werden die Baumwipfel dürr und gehen zugrunde.

Heute können ökologische Versuche nur noch in dem großen Waldsteppen-Naturschutzgebiet bei Kursk fortgesetzt werden (GERZY 1965). Die Wettbewerbsverhältnisse im Steppengebiet wurden sehr eingehend von KARPOV (1958) in den Aufforstungen auf südlichen Chernozemböden untersucht. Im *Quercus robur*-Mischwald war der Wasservorrat im Boden bereits Mitte Juli erschöpft, eine Verjüngung der Bestände konnte nicht erfolgen. Nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz der Altbäume, erhöhte sich die Zahl der keimenden Eicheln um 12,20% und von ihnen blieben infolge eines besseren Wasserhaushalts des Bodens nur 25–30% am Leben, vor allem diejenigen, die mehr Licht erhielten.

Die Wurzelkonkurrenz der Bäume bewirkte bei den Keimlingen, daß ihr Wassergehalt deutlich abnahm, der Kohlenhydratgehalt dagegen wesentlich zunahm, weil das Wachstum gehemmt wurde. Infolgedessen waren ihre Blätter

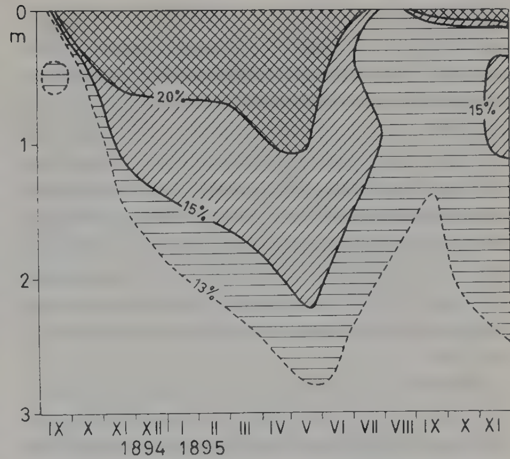


Abb. 2.2.3: Wassergehaltsänderungen des Bodens in % des Frischgewichtes im Laufe eines Jahres unter einem erwachsenen Wald im Forst Shipov der Waldsteppenzone (nach VYSOTZKI, aus WALTER 1968).

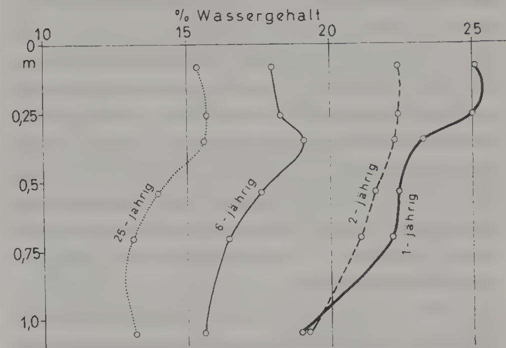


Abb. 2.2.4: Wassergehalt in % des Frischgewichtes bis zu 1 m Tiefe unter Eichenaufforstungen verschiedenen Alters am 24. August im Steppengebiet von Velikiy Anadol (nach VYSOTZKI, aus WALTER 1968).

Tabelle 2.1: Bodenwassergehalt im Herbst in verschiedener Tiefe in % des Bodenfrischgewichts (aus WALTER 1943a).

Tiefe	Wald	Steppe	Feld	Brache
Oberfläche	13,9	5,6	9,7	3,5
10 cm	15,5	11,0	13,2	17,9
25 cm	15,6	14,2	15,5	19,5
50 cm	15,7	14,9	15,4	19,6
100 cm	12,9	13,8	14,8	19,6
150 cm	12,9	14,4	14,6	17,2
200 cm	12,4	15,6	15,3	16,3
Wasservorrat in oberen 2 m	456 mm	473 mm	505 mm	641 mm
davon nicht ausnutzbar	357 mm	357 mm	357 mm	357 mm
Ausnutzbare Restmenge	99 mm	116 mm	148 mm	284 mm

kleiner und xeromorpher, auch die Entwicklung des Wurzelsystems war gehemmt. Die Ausreifung der überwinternden Sproßteile wurde verhindert und die Steppenarten breiteten sich aus. Die Existenz des Waldes war nicht gewährleistet. Die Steppenvegetation nutzt nur den Wassergehalt der oberen Bodenhorizonte aus, deren untere Grenze bei der mächtigen Schwarzerde durch Karbonatausscheidungen gekennzeichnet wird, während unter dem Walde das gesamte aufnehmbare Wasser verbraucht wird, und das Bodenprofil entsprechend anders aussieht (vgl. p. 156).

Außerdem wurde früher der Graswuchs begünstigt und eine Bewaldung verhindert: 1) durch natürliche Feuer (ausgelöst durch Blitzschlag) im Herbst, wenn die Gräser trocken sind (Bd. 1, p. 77–81), 2) durch Großwildherden, die aufkommende Baumsämlinge abbissen oder zertraten. Sie förderten den Graswuchs, indem sie einen Teil der oberirdischen Phytomasse beseitigten, die sonst als zu dichte Streuschicht einen Steppenfilz an der Bodenoberfläche bildet, der das Austreiben der jungen Grassprosse im Frühjahr behindert und die Ausbreitung von großen Kräutern, z. B. der Disteln, im Wettbewerb mit den Gräsern begünstigt. Dieser Faktor ist sehr wichtig, denn es hat sich gezeigt, daß bei völligem Schutz der Steppe vor Bränden und Beweidung in den Naturparks die Steppenvegetation degradiert. Die dichte Streuschicht wirkt zusätzlich als «Mulch», d. h. sie setzt die Verdunstung von der Bodenoberfläche herab, hält somit die oberen Bodenschichten feucht und fördert das Aufkommen der durch Wind verbreiteten Baumsamen vor allem von Kiefern, die auf Sandböden in der Waldsteppenzone wachsen.

Diese Degradierung der geschützten Steppen kann man verhindern, indem man sie etwa alle 3 Jahre mäht und das Heu entfernt, um die starke Steppenfilzbildung zu vermeiden.

Als Großwild spielten in der Steppe vor der Besiedlung eine Rolle: Das Wildpferd (Tarpan) und die Saiga-Antilope. Die sehr scheuen Wildpferde, die sich nicht einfangen ließen, starben Ende des letzten Jahrhunderts aus. Die kleinen, aber sehr zähen und anspruchslosen Pferde der Kosaken dürften domestizierte Nachkommen der Wildpferde sein. Die Saiga-Antilope ist noch in einigen Reservaten vorhanden.

Bei der Beurteilung der bestimmenden Faktoren darf nie nur ein einzelner Faktor berücksichtigt werden. Für das gesamte Ökosystem sind stets viele Faktoren maßgebend, von deren Zusammenwirken das Ergebnis abhängt.

Die heutige Steppenvegetation ist aus den periglazialen Steppen hervorgegangen und hat sich, ebenso wie die Bodenprofile, dauernd an die Klimaänderung angepaßt. Die wohl relativ geringe Veränderung der Böden während der Postglazialzeit lassen sich im einzelnen nicht feststellen. Aber die prähistorische Geschichte läßt sich aufgrund der fossilen Bodenprofile in den Sandgebieten der Steppenzone rekonstruieren. Eine zu starke Beweidung oder Ackerbau in diesen zerstörten die Vegetationsdecke, wodurch der Sand in Bewegung geriet und die noch vorhandenen Böden zuschüttete. Die Nutzung mußte infolgedessen aufgegeben werden und die Sande wuchsen allmählich wieder zu. Dieser Vorgang hat sich im sandigen Steppengebiet in der Postglazialzeit offenbar mehrfach wiederholt, so daß man eine Reihe von vergrabenen subfossilen Bodenprofilen übereinander findet. Die Artefakte in den einzelnen bis 6 m tiefen Aufgrabungen ermöglichten ihre Datierung und geben Hinweise zur Aufklärung der Besiedlungsgeschichte.

Die entsprechenden Untersuchungen wurden im Dnyepr-, Khoper- und Don-Gebiet, aber auch im unteren Volgabereich und in der Kaspischen Niederung durchgeführt, ebenso auch im Transbaikalgebiet und in der Äußeren Mongolei. Über die Ergebnisse berichtet Gaël (1984). Der Übergang des Menschen vom Jäger und Fischer zum Ackerbauer vollzog sich in diesem Gebiet im 3. Jahrtausend v. Chr. Das um 1000 v. Chr. feuchter werdende Klima begünstigte die Vermehrung der Viehherden der Nomaden, im Osten der Hunnen und Sarmaten, im westlichen Schwarzmeergebiet der Skythen, deren Fürstengräber (Kurgane) als einzelne Hügel in der Ebene heute noch auffallen.

Um 300 n. Chr. drangen die Hunnischen Nomaden bis zum Don vor und besiegten die Alanen (die Vorfahren der Osseten im Kaukasus), aber im 5. Jahrhundert wurden sie ihrerseits durch die Bulgaren verdrängt.

Die lange Trockenperiode im 8.–12. Jahrhundert löste eine Völkerwanderung aus dem Aralsee-Gebiet und der sibirischen Baraba-Steppe ins Schwarzmeergebiet aus und drängte die dortigen Stämme weiter nach Westen. Die darauf folgende günstigere Klimaperiode gab den Mongolen die Möglichkeit, ihr Großreich vom Gelben bis zum Kaspischen Meer auszudehnen und auszubauen und die Länder bis zur Donaumün-

dung und Moskau tributpflichtig zu machen. Es begann das 240 Jahre dauernde «Tatarenjoch» für die russischen Fürstentümer. Im Zentrum des Mongolenreichs – der Goldenen Orda an der Unteren Volga – war die Überstockung besonders stark, so daß die späteren Nomadenstämme ständig in Bewegung waren. Im 16.–19. Jahrhundert drängten aus der Kaspischen Niederung die Kalmyken, Nogajer und Kazakhen in die osteuropäischen Steppen vor über den Don bis zum unteren Dnyepr. Aber immer wieder konnte die Steppe in ruhigeren Zeiten regenerieren, bis die Besiedlung durch eine ackerbautreibende Bevölkerung, zunächst durch die Kosaken, begann. Im 19. Jahrhundert wurde die Steppe fast ganz umgebrochen, vor allem auch durch deutsche Kolonisten. Das fruchtbare Schwarzerdegebiet war die Kornkammer von ganz Europa und Odessa der wichtigste Exporthafen. Erhalten blieb die Steppenvegetation nur im «Zentralen Schwarzerde-Naturschutzgebiet» (4200 ha) bei Kursk und die Südliche Steppe in dem von Falz-Fein 1887 begründeten Steppen-Reservat Askania Nova (32 000 ha, davon 7000 ha unberührte Steppe). Dazu kamen einige andere Schutzgebiete. Steppen fand man noch 1927 auf 25 000 ha bei Starobyelsk, die als extensive Weide für staatliche Gestüte dienten, sowie auf vielen kleinen Ödland-Flächen, zerstreut im gesamten Gebiet.

Die zonalen Steppenböden

Das Muttergestein im Steppengebiet Osteuropas ist sehr einheitlich. Es handelt sich um eine während des Pleistozäns südlich des früher vereisten Gebiets abgelagerte bis 50 m mächtige Lößschicht. Der Löß ist kalkhaltig, die Korngröße schwankt zwischen 5 und 25 µm. Sie nimmt nach Süden mit zunehmender Entfernung vom Deflationsgebiet der Endmoränen im Norden ab, d. h. der Löß wird immer feinsandärmer und schluffreicher. Er ist wasserdurchlässig, wenn auch die Abwärtsbewegung des Sickerwassers im Boden sehr langsam ist. Das Relief im Steppengebiet ist sehr eben bis leicht wellig. Die Flußtäler sind tief eingeschnitten mit steilen rechten Uferhängen und sehr flachen linken Ufern mit meist drei ebenen Terrassen. Die Asymmetrie der Ufer Nord-Süd oder Süd-Nord fließender Flüsse ist eine Folge der Coriolis-Kraft der Erdrotation.

Im Westen erstreckt sich die Wolynisch-Podolische Platte aus Kalk- und Sandsteinen unter der Lößdecke ins Steppengebiet als Hochebene (bis 392 m NN) hinein, in die der Dnyestr ein tiefes canyonartiges Tal eingeschnitten hat. Im östlichen Teil haben der südliche Bug und der Dnyepr die Granite der Platte angeschnitten und bildeten vor dem Bau der Staudämme Stromschnellen bei Pervomaysk und Zaporozhye. Weitere Erhebungen sind das Asov'sche Plateau (bis 236 m NN) nördlich von Berdyansk-Mariupol, das nach Osten direkt in den Donetz-Höhenrücken (bis 369 m NN) übergeht.

Das gleiche Muttersubstrat (Löß) und die gleichmäßige Veränderung des Klimas auf einer Strecke von über 500–1000 km ergibt eine Eubiotop-Abfolge, die zur Ausbildung einer fortlaufenden Reihe von Bodentypen geführt hat. Es ist daher kein Zufall, daß Dokuchayev (1898) die klimatische Bodentypenlehre Ende des vorigen Jahrhunderts begründete. Diese wurde durch die Übersetzung des Lehrbuches von Glinka (1914) auch im Westen bekannt. So haben sich viele Bezeichnungen aus dem Russischen in der Bodenkunde allgemein eingebürgert. Die zonalen Bodentypen wollen wir an einer fortlaufenden Reihe von Bodenprofilen, die teilweise bis zu 3 m Tiefe reichen, erläutern (Abb. 2.2.5).

Sie wurden auf einer mehrwöchigen Fahrt von Kiev über Askania Nova zur Krim von dem führenden ukrainischen Bodenkundler G. Makhov erläutert. Wie schon erwähnt, ist das Muttergestein (C) immer Löß.

Von den beiden ersten Profilen der Grauen Waldböden weist das erste (Hellgraue Waldböden) im semiariden Laubwaldgebiet noch Anzeichen einer leichten Podzolierung auf. Unter einer Streuschicht A_0 befindet sich der eluviale Auswaschungshorizont A, der sich in den stark humosen A_1 und den schwach humosen A_2-Horizont mit plattiger Struktur gliedern läßt.

Ein schwacher Bleichhorizont macht sich bemerkbar, der in den illuvialen Anreicherungshorizont übergeht (A_3B_1). Es folgen der stark verdichtete B_2-Horizont mit Sesquioxid-Anreicherung und B_3, der den Übergang zum Muttergestein (C; Löß) bildet.

Aus dem ganzen Bodenprofil ist das $CaCO_3$ ausgewaschen und die Bodenreaktion sauer. Dem Profil des *Dunkelgrauen Waldbodens* unter trockenem Eichenwald aus der Waldsteppenzone mit etwas trockenerem Klima fehlen Anzeichen einer Ausbleichung, aber ein wenig verdichteter B-Horizont ist noch vorhanden; auch in diesem Falle ist das $CaCO_3$ ausgewaschen. Die Grauen Waldböden sind vor allem

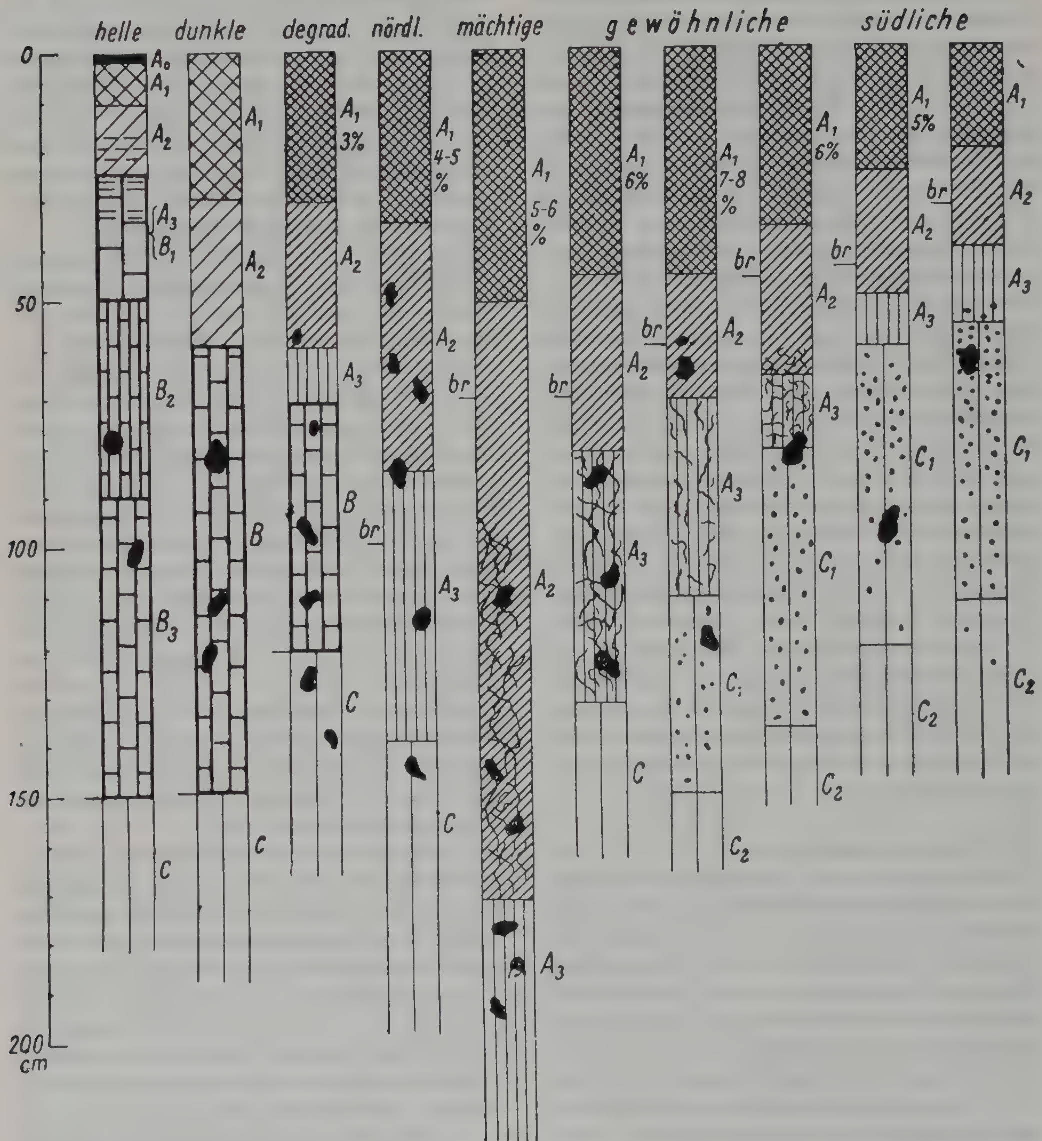


Abb. 2.2.5: Schematische Darstellung der Bodenprofile in der Waldsteppen- und Steppenzone Osteuropas (westl. vom Dnyepr) von Norden nach Süden. Prozentzahlen = Humusgehalt des A_1; br = Aufbrausungshorizont; geschlängelte Linien = Schimmelkarbonate (Pseudomycelien); kleine Punkte = Kalkaugen (Byeloglazki); große schwarze Flecken = Krotowinen (alte Zieselbauten); horizontal gestrichelt = Plättchenstruktur beim Waldboden (aus WALTER 1960).

auf dem etwas niederschlagsreicheren Wolynisch-Podolischen Plateau verbreitet. Sie sind erst in der postglazialen feuchteren Nachwärmezeit durch ein Vorrücken der Wälder ins Steppengebiet entstanden. Das beweisen die dunklen Flecken im unteren Teil der Profile – die *Krotowinen* (von Krot, russ. = Maulwurf). Es handelt sich jedoch bei diesen nicht um Maulwurfsgänge, sondern um solche von verlassenen und von oben mit dunklem Humus ausgefüllten

Gängen von Bauen des Ziesels *(Citellus suslicus)*, der ein reines Steppennagetier ist (Abb. 2.2.6).

Die osteuropäischen Steppen sind als umgewandelte periglaziale Steppen (Bd. 1, S. 135–140) zu betrachten. Nachdem das Klima in der Postglazialzeit humider wurde, bildete sich im Norden die Tundra aus und südlich von ihr rückte die Waldvegetation vor. Die Steppen blieben nur südlicher im semiariden Klimagebiet erhalten, wobei sich ihre floristische Zusammensetzung etwas veränderte. Nach der Abkühlung in der postglazialen Nachwärmezeit rückte der Wald auch nach Süden vor und unter der Einwirkung der Laubstreu sowie der stärkeren Auswaschung bildeten sich die A-B-Horizonte der Grauen Waldböden aus. Nur die mit Humus ausgefüllten Zieselgänge (Krotowinen) blieben erhalten als Beweis, daß es sich um frühere Schwarzerdeböden der Steppe handelt.

Die Waldböden mit einem ABC-Profil bezeichnet man als «Pedalfere» (mit Aluminium- und Ferrum-Oxiden). Die Schwarzerden (Chernozeme) sind AC-Böden oder «Pedocale» (mit Calciumcarbonat).

Die nächsten Profile gehören zum Bodentypus der *Schwarzerden oder Chernozeme* (von tschorny = schwarz und semlya = Erde). Diese bilden sich in typischer Weise im semiariden Klimagebiet auf Lößuntergrund unter der Steppen-Grasdecke aus. Bei einer Grasdecke ist der größte Teil der Phytomasse unter der Erde als Rhizom- und Wurzelmasse vorhanden, deren tote Teile mit dem Mineralboden vermischt sind. Auch die toten oberirdischen Teile werden durch die Tätigkeit der sehr zahlreichen Regenwürmer mit dem Boden vermischt. Es fehlt somit die Laubstreuschicht der Wälder. Die toten Pflanzenteile werden rasch humifiziert und es entsteht ein aus mildem Humus mit Kalk abgesättigtes Bodenprofil des *Mächtigen Chernozems* mit einem bis 150 cm dickem Humushorizont. Im nördlichsten noch weniger ariden Teil ist die Produktion der organischen Substanz eher größer, aber als Folge der ebenfalls größeren Feuchtigkeit des Bodens wird der Abbau noch mehr beschleunigt und die Humusanhäufung muß somit geringer sein. Südlicher von der Mächtigen Schwarzerde wird die Produktion durch die zunehmende Aridität stärker gehemmt als der Abbau, so daß der Humushorizont ($A_1 + A_2$) schließlich nur noch bis 50 cm in die Tiefe reicht. Gleichzeitig wird die Auswaschung des $CaCO_3$ mit zunehmender Aridität



Abb. 2.2.6: Der Perlziesel *(Citellus suslicus)*, russisch «Ssusslik», ein Leittier der südöstlichen Steppenwelt (Foto H. Rosenberg).

verringert, was man durch Betupfen des Bodenprofils mit 10% Salzsäure erkennt, in dem man den *Aufbrausungshorizont* feststellt (als «br» beim Profil bezeichnet). Denn dort, wo noch $CaCO_3$ vorhanden ist, bildet sich mit HCl das gasförmige CO_2, was nicht der Fall ist, wenn im oberen Teil das $CaCO_3$ ausgewaschen ist. Bei dem *Degradierten Chernozem* (Schwarzerde) unter dem letzten Eichengebüsch in der Waldsteppe ist die Auswaschung noch vollständig und es bildet sich sogar ein schwacher B-Horizont aus, bei dem *Nördlichen Chernozem* der nördlichsten Wiesensteppe liegt der Aufbrausungshorizont bei 1 m Tiefe, bei dem *Mächtigen Chernozem* bei 75 cm, bei dem *Gewöhnlichen Chernozem* bei 75–50 cm, bei dem *Südlichen Chernozem* noch höher bei etwa 30 cm.

In einiger Tiefe unter dem Aufbrausungshorizont treten sichtbare $CaCO_3$-Ausfällungen auf, zunächst bei dem Mächtigen Chernozem als weiße fädige Gebilde (Pseudomycelien), dann bei dem Gewöhnlichen Chernozem darunter als *Kalkaugen* (rundlich weiße Flecken: russ. byeloglaski, von byely = weiß und glaski = Äuglein).

Diese Ausscheidungen zeigen an, bis zu welcher Tiefe der Boden im Mittel vieler Jahre durchfeuchtet wird und die Tiefe bis zu der die Wurzeln wachsen (durch die Wasseraufnahme der Wurzeln fällt der Kalk an der unteren Grenze aus). Während der Boden im Bereich der

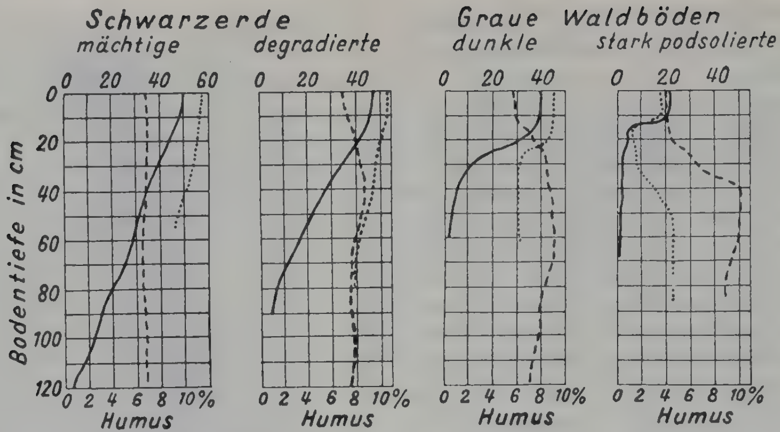


Abb. 2.2.7: Verteilung von Humus (ausgezogen), Ton (gestrichelt) und der austauschbaren Erdalkalien Ca und Mg (punktiert) im Bodenprofil der Schwarzerden und der Grauen Waldböden (nach TYURIN, aus WALTER 1960). Abszisse (unten) = % Humus, (oben) = % Ton und m-equ. Ca + Mg.

Asowsches Meer
Schwarzes Meer
0 50 100 150 km
Maßstab
Podsol-böden
Wiesen und Moor
Karbonat-verbrackung
Graue Waldböden
nördliche
mächtige
gewöhnliche
südliche
Schwarzerde (Tschernosem)
Kastanien-Braunerde
Sand-Dünen
Gesteins-böden

Abb. 2.2.8: Bodenkarte des Steppengebietes in Osteuropa und der angrenzenden Waldgebiete. P = Pod (Senken ohne oberirdischen Abfluß in der Steppe) S = Salzböden (Solonchak). Stark vereinfacht nach der detaillierten Bodenkarte von MAKHOV (1:1 Million), aus WALTER 1960.

Mächtigen Schwarzerde noch bis 150 cm (100–170 cm) durchfeuchtet wird, sind es bei der Südlichen nur noch etwa 50–100 cm.

Der Humusgehalt des A_1-Horizonts erreicht sein Maximum beim Gewöhnlichen Chernozem. Von oben nach unten nimmt der Humusgehalt ständig von A_1 bis A_3 (leicht dunkel gefärbter Löß) ab.

Die Unterschiede in der Humusverteilung, dem Tongehalt und dem Ca- sowie Mg-Karbonatgehalt bei den Wald- und Steppenböden zeigt Abb. 2.2.7.

Eine Tonverlagerung findet beim AC-Boden nicht statt, beim ABC-Boden dagegen reichert sich der Ton im B-Horizont an.

Die verschiedenen Chernozemtypen sind miteinander durch gleitende Übergänge verbunden. Die Abgrenzungen auf der Bodenkarte (Abb. 2.2.8) entsprechen eigentlich nicht der Wirklichkeit.

Schwarzerdeartige Böden blieben selbst in den Trockengebieten des westlichen Europas im Donaubecken, dem Böhmisch-Mährischen Becken, der Magdeburger Börde und in der Oberrheinischen Tiefebene erhalten.

Die sehr tiefen Bodenprofile im Chernozem-Gebiet sind heute noch nach der viele jahrzehntelangen Nutzung gut zu erkennen; auf Weideflächen kaum verändert, während auf den Ackerflächen die oberen Horizonte durch das Umpflügen gestört sind, oft auch «geköpft», d. h. die obersten Schichten sind durch die einsetzende Bodenerosion auf großen Flächen weggeschwemmt worden. Dabei gehen die wertvollsten humushaltigen oberen Bodenschichten verloren. Besonders stark zerstörend wirkt sich die Furchenerosion am Rande der tief eingeschnittenen Flußtäler aus. Nach jedem Gewitterguß schneidet das Wasser eine Furche ein, an derem oberen Ende sich ein kleiner Wasserfall bildet, der die Steilwand unterhöhlt, so daß die Kante stückweise abbricht und die Furche sich rasch aufwärts frißt, aber auch seitlich verzweigt. Diese Furchenerosion geht weiter, bis die ganze Lößdecke abgetragen wird und das feste Gestein ansteht. Es bildet sich ein Gewirr von steilwandigen verzweigten Furchen («Balki»), oft 50 m tief, mit einzelnen Erdpyramiden dazwischen (Abb. 2.2.9).

Das ganze Gelände wird völlig unzugänglich und wertlos, aber die Steppenvegetation kann sich infolgedessen auf den noch erhaltenen Flächen regenerieren. Man bekämpft die Furchenerosion, indem man das gefährdete Einzugsgebiet mit Sträuchern und Bäumen dicht bepflanzt, damit der Boden durch deren Wurzeln fest zusammengehalten wird.

Die Ausmaße der Flächen- und Furchenerosion in der Ukraine wurden von G. Makhov ebenfalls auf einer sehr detaillierten Karte festgehalten.

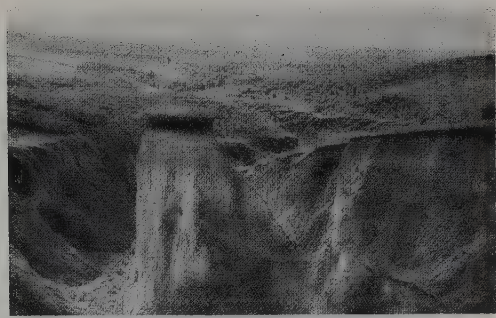


Abb. 2.2.9: Durch Bodenerosion stark zerschluchtetes Lößgebiet in der Wiesensteppenzone südlich von Kremenchug (am Dnyepr). Die stehengebliebene Erdpyramide zeigt deutlich die 1,5 m mächtige Humusschicht der Schwarzerde (Foto H. Walter).

Salzböden der südlichsten Steppen und der Halbwüsten

Die Halbinsel Krim ist vom Kontinent bis auf einen sehr schmalen Landstreifen bei Perekop durch das seichte Faule Meer (Sivash) getrennt. Letzteres trocknet im Sommer zum größten Teil aus, bedeckt sich mit einer Salzkruste und riecht faulig. Das trockene Salz wird durch den Wind als feiner Staub nach Norden geweht und dort abgelagert. Das bewirkt eine Verbrackung der Böden durch *Impulverisation* im südlichsten Teil des Steppengebiets. Durch den Regen wird dieses Salz in den Boden geschwemmt und bedingt eine Solonzierung (Sodaverbrackung) (Bd. 1, S. 36–39).

Dabei bilden sich aus Humus und NaCl Na-Humate, die kolloidal löslich sind und auch die Sesquioxide, ebenso wie bei der Podsolierung, in tiefere Bodenschichten mitnehmen, wo sie ausgefällt werden, so daß sich ein illuvialer B-Horizont bildet. Es sind jedoch in diesem Falle nicht H-Ionen, sondern Na-Ionen wirksam; die Bodenreaktion ist deshalb nicht sauer, sondern stark alkalisch (pH = 9 und mehr). Je näher zum Faulen Meer, desto stärker ist die Impulverisation mit NaCl, desto intensiver auch die Solonzierung. Deshalb wurden in diesem Gebiet von Norden nach Süden die folgenden Bodenprofile notiert, auf die wir ausführlicher eingehen (Abb. 2.2.10).

1. Schwach solonzierter Südlicher Chernozem mit etwas humusärmerem A_1- und Ausbildung eines leicht verdichteten A_2B-Horizonts im unteren Teil des Humushorizonts.

2. Weiter im Süden stärkere Solonzierung bei der dunklen Kastanienbraunerde: Humusgehalt

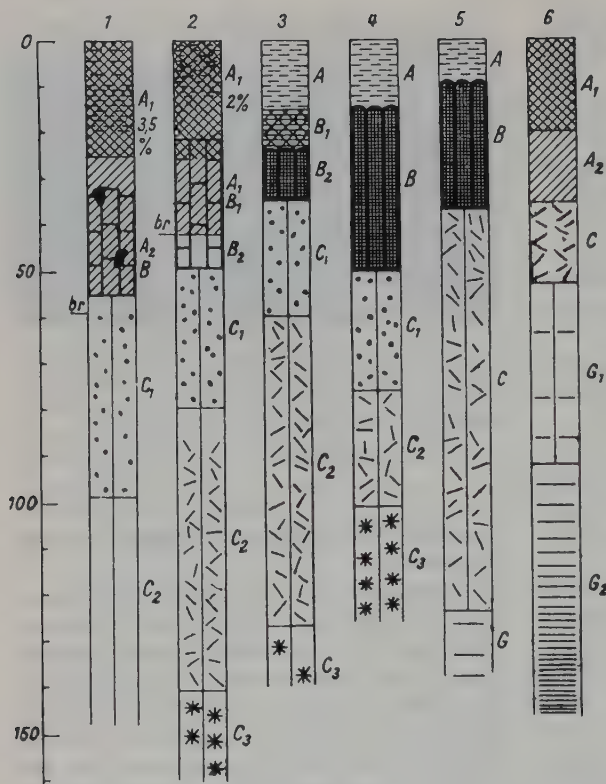


Abb. 2.2.10: 1–4 Zunehmende Bodenverbrackung durch Inpulverisation, d. h. durch Salzstaub im südlichen Steppengebiet nördlich vom Faulen Meer (Sivash): 1 Südliche Schwarzerde mit leichter Verdichtung (A_2B), 2 Dunkle Kastanien-Braunerde mit deutlichem B-Horizont über Kalkaugen (C_1), darunter C_2 mit Gipsröhrchen und C_3 mit Gipsdrusen. A_1 zeigt bei 1 und 2 Plättchenstruktur, br-Aufbrausungshorizont. 3 Stark solontzierte Helle Kastanienbraunerde; A humusarm plattig, B_1 dunkel und B_2 säulenförmig. 4 Typischer Säulensolonetz: A aschgrau und plattig, B mächtig ausgebildet.
5–6 Solonetzböden an der sinkenden Schwarzmeerküste durch aufsteigendes salziges Grundwasser in Umwandlung begriffen. Bei 5 Kalkaugen aufgelöst, Gipsröhrchen bereits in 40 cm Tiefe beginnend, unten Gley-Horizont (G) im Grundwasserbereich. 6 Bereits in typischen Solonchak-Boden umgewandelt (salziges Grundwasser in 50 cm Tiefe). Humus durch Salz ausgefällt, A_1 deshalb sehr dunkel (an der Oberfläche im Sommer oft weiße Salzkruste), unter A_2 Gipsröhrchen (C), darunter zunehmende Vergleyung (G_1 und G_2).

des A_1 nur noch 2%, nicht mehr schwarz, sondern kastanienbraun; Illuvialhorizont stärker ausgebildet (unter A_2B_1- schon ein typischer B_2-Horizont), Aufbrausungshorizont (br) in 40 cm Tiefe, Kalkaugen schon in 50 cm Tiefe und in 80 cm Tiefe Gipsausfällung in Form von dünnen Röhrchen, in 140 cm als Gipsdrusen.

3. Noch südlicher Hellkastanienerde = *Burozem* (Braunerde) – Übergang zu *Säulensolonetzboden*: der oberste A_1-Horizont ist fast humusfrei, hell und besteht vorwiegend aus bleichem Quarzsand mit plattiger Struktur; der untere Teil des B-Horizonts ist schwarz durch Humus und stark verdichtet, er quillt bei Vernässung auf und erhält beim Austrocknen Risse (Säulenstruktur); darunter folgen Kalk- und Gipsabsonderungen.

4. Noch typischer ist der *Krusten-Solonetzboden,* bei dem unter einer bleichen Quarzsandkruste sofort der säulenförmige B-Horizont beginnt. Tiefer treten wieder die Kalk- und Gips-Ausscheidungen auf.

5. Schon in der Nähe der Schwarzmeerküste beginnt dann ein anderer Bodenbildungsvorgang. Die Schwarzmeerküste ist seit Jahrtausenden in langsamer Senkung begriffen. Ein deutlicher Beweis dafür ist, daß in Küstennähe einige Kurgane, die als Grabhügel immer möglichst auf einer Erhebung angelegt wurden, heute bereits im Meerwasser stehen (Abb. 2.2.11). Die Küste fällt kaum merklich ab; man muß fast 1 km ins Meer hinausgehen, bevor man frei schwimmen kann.

Durch die Landsenkung steigt der Grundwasserspiegel im Boden mit Annäherung an den Meeresstrand immer höher an. Dieses Grundwasser dringt vom Meer in den Boden ein und ist salzig. Die Niederschläge sind im Süden im Vergleich zur Evapotranspiration schon so gering, daß das salzige Grundwasser im Boden aufsteigt. Bei dem Profil 5 erkennt man bereits die Einwirkung des Grundwassers, das außer NaCl auch Sulfate enthält. Anders als beim Solonetzboden fehlen hier unter dem B-Horizont die Kalkaugen und unter dem C-Horizont mit Gipsröhrchen ist bereits ein Gleyhorizont ausgebildet.

6. Bei sehr hohem Grundwasserstand unmittelbar hinter dem Meeresstrand reicht die Gleybildung hoch herauf und durch die starke Ver-

dunstung von der Bodenoberfläche kann es zu einer Salzkrustenbildung kommen.

In diesem Falle werden bei einem hohen Salzgehalt im Humushorizont die Humussäuren ausgefällt und unbeweglich. A_1 ist wieder besonders humusreich und schwarz, A_2 etwas humusärmer, darunter über dem Gley treten Gipsausscheidungen auf. Solche humusreichen Böden mit salzigem Grundwasserspiegel und nach oben steigendem NaCl-Gehalt bis zur Ausbildung einer weißen Salzkruste an der Oberfläche wird als *Solonchak* (sprich Solontschak) bezeichnet. Er bildet sich in den ariden Gebieten überall bei hohem Grundwasserstand, selbst wenn das Grundwasser nur wenig NaCl-haltig ist, wie z. B. an den Ufern von Flüssen. Durch die ständige Verdunstung an der Bodenoberfläche reichert sich das Salz an und kristallisiert schließlich aus. Die Solonetz- und Solonchak-Bildung beeinflußt natürlich auch die Vegetationsdecke (p. 174). Die verschiedene Verteilung der Salze im Bodenprofil von Solonetz und Solonchak zeigt Tabelle 3, Bd. 1, p. 39. Über den Wassergehalt in der Mächtigen Schwarzerde während der Vegetationszeit informiert die Abb. 34 B in Bd. 1, p. 70. Man erkennt, daß bis Mitte Juli 1957 der Wassergehalt in einer Tiefe von 50–100 cm 20% übersteigt, aber Ende Juli kaum noch aufnehmbares Wasser (d. h. über 20%) enthält und erst nach starken Regen im August wieder bis 30 cm Tiefe gut durchfeuchtet wird. Aber diese Regen kommen für die meisten Arten schon zu spät.

Die Abb. 103 in Bd. 1, p. 166 zeigt den CO_2-Gehalt in den Jahren 1947–1951 im Boden der Mächtigen Schwarzerde. Er liegt meistens über 1% – ein Zeichen, daß die Mikroorganismen im Boden das ganze Jahr hindurch bis in große Tiefen sehr aktiv sind.

2.3 Die Produzenten

Wir werden die natürliche Vegetation der Ursteppe behandeln, die heute nur der Kenner noch in kleinen Resten findet.

Kleopov (1941) hat auf Grund von seinen Untersuchungen folgende Parallelität zwischen den Bodentypen und der Zusammensetzung der Vegetationsdecke im Lößgebiet der Ukraine festgestellt (Tab. 2.3, p. 163).

Auf Grund dieser Parallelität konnte Kleopov (1941) unter Verwendung der detaillierten Bodenkarte der Ukraine von Makhov eine detaillierte Karte der ursprünglichen Vegetation der Ukraine entwerfen, von der wir nur einen verkleinerten und vereinfachten Ausschnitt des zentralen Teiles auf Abb. 2.3.1 wiedergeben.



Abb. 2.2.11: Im Meer versinkender Kurgan (Skytengrabhügel), davor Salzsee, im Vordergrund leuchtendrote Fläche mit dem Queller *(Salicornia europaea)*, Foto H. Walter.

Die verschiedenen Steppentypen sollen in der Reihenfolge von Norden nach Süden kurz beschrieben werden (Signaturen – s. Tab. 2.2).

2.3.1 Typische Wiesensteppen (Festucetaherbeta) auf Mächtigem Chernozem

Bei der Vegetationsbeschreibung wählen wir die für die Streletzk-Steppe bei Kursk von Alekhin gegebene Darstellung (Walter-Alekhin 1936). Die Südgrenze dieser Zone verläuft von Kishenev im Westen über Kremenchug (am Dnyepr), Kharkov, Balashev, Volsk, Kuibyshev nach Ufa (südl. Ural).

In diesem Gebiet ist der Boden nach der Schneeschmelze gut durchfeuchtet, die Temperaturen steigen im Frühjahr rasch an und es entwickelt sich eine reiche Frühjahrs- und Frühsommervegetation. Man kann eine Reihe sehr bezeichnender Aspekte unterscheiden (Abb. 2.3.2).

I. Nachwinteraspekt: Nach der Schneeschmelze im Vorfrühling ist der Boden der Steppe mit den Resten der vorjährigen Pflanzen bedeckt.

II. Vorfrühlingsaspekt: Es genügen jedoch einige warme Tage Ende April, um die lila Blüten der Kuhschelle *(Pulsatilla patens)*

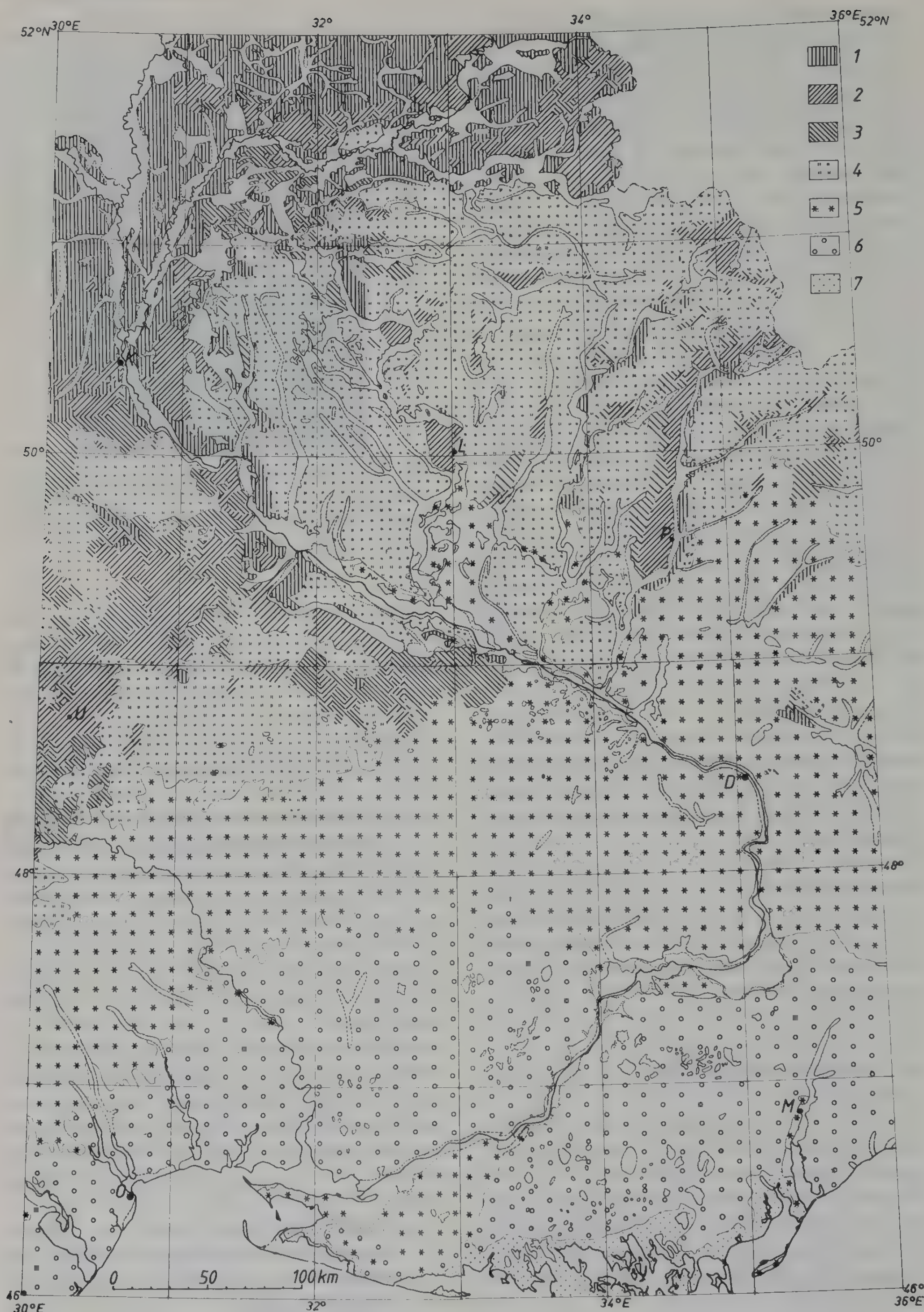


Abb. 2.3.1: Stark vereinfachter Ausschnitt des Dnyeprgebietes aus der farbigen Vegetationskarte der Ukraine von Kleopov 1:1 Million mit über 60 Signaturen (gezeichnet von A. Benzing). Sign. 1–7 s. Tab. 2.2. K = Kiyev, D = Dnyepropetrovsk, P = Poltava, O = Odessa.

Tab. 2.2: Beziehungen zwischen Bodentypus und Vegetation (nach KLEOPOV 1941)

I. Waldsteppenzone	Sign. 1 auf Abb. 2.3.1 = Kiefern-Eichenmischwald
Bodentypus	Vegetationseinheit
Podsolierte Waldböden auf Löß	Laubwälder (Sign. 2 und 3)
a) Hellgraue und Graue Waldböden, frischere und trockenere	Carpineto-Nemoretum, im Osten Nemoretum aegopodiosum und caricopilosum
b) Degradierte Schwarzerde und deren südliche Variante	Gebüschreicher Eichenwald (Quercetum fruticosum) und Eichen-Schlehengebüsch
Schwarzerde	Wiesensteppen (Sign. 4)
a) Nördliche Schwarzerde	Feuchte, krautreiche Wiesensteppen
b) Mächtige Schwarzerde	Typische Wiesensteppe
Moorböden	Moorgesellschaften
a) stark alkalischer Flachmoortorf	Großseggenmoore und Röhricht
Salzböden	Salzwiesen
a) Sodawiesen-Solonetz	Feuchte hemihalophile Wiesen
b) Soda-Krustensolonetz	Trockenere hemihalophile Wiesen
II. Steppenzone	
Schwarzerde	Stipa-Steppen
a) Gewöhnliche Schwarzerde (nördliche, typische und südliche Variante)	Krautreiche Stipeten (hygro-, meso- und xerophile krautarme *Stipa*-Steppe). Sign. 5
b) Kastanienerde, schwach solonzierte Schwarzerde	Trockene, krautarme *Stipa*-Steppe (Sign. 6)
III. Wermutsteppenzone	
Salzböden	Halbwüstengesellschaften
a) stark solonzierte Kastanienerde	*Artemisia-Stipa*-Steppen (Sign. 7)
b) Chlorid-Sulfat-Solonchak und Krustensolonetz im Komplex mit Säulensolonetz	Nasse und trockene Halophytengesellschaften in mosaikartiger Durchdringung

hervorzuzaubern; gleichzeitig fängt die Erdsegge *(Carex humilis)* an zu stäuben.

III. Erstfrühlingsaspekt: Bereits in der ersten Hälfte des Mai erscheinen überall die großen, goldenen Sterne von *Adonis vernalis*, die in schönem Farbkontrast zu den noch blühenden Kuhschellen stehen, dazwischen sieht man die zarten, hellblauen Blütenstände von *Hyacinthella leucophaea*.

IV. Vollfrühlingsaspekt: Bald darauf ergrünt die Steppe, die Frühblüher verschwinden. An ihre Stelle treten in der zweiten Hälfte des Mai die weißen Blütentrauben der Platterbse *(Orobus albus = Lathyrus pannonicus)*, die lila Blüten von *Iris aphylla* und die großen weißen Blütensterne von *Anemone silvestris*.

V. Spätfrühlingsaspekt: Ende Mai und Anfang Juni erfolgt eine erneute Veränderung der Steppe. Wir erleben ihr buntestes Stadium: Auf dem grünen Hintergrund blühen in Mengen die zartblauen Vergißmeinnicht *(Myosotis sylvatica)*, das gelbe Frühlingskreuzkraut *(Senecio campestris)* und der Hahnenfuß *(Ranunculus polyanthemus)*, und gleichzeitig zeigen sich die ersten leichten Federn von *Stipa ioannis* (Abb. 2.3.2).

VI. Frühsommeraspekt: Damit ist das Frühjahr abgeschlossen, und es beginnt der phänologische Sommer (Abb. 2.3.3). Die Steppe schimmert jetzt von weitem blaulila; denn über alle blühenden Pflanzen erhebt sich der Wiesensalbei *(Salvia pratensis)*. Dazwischen flattern im Winde die langen, federigen Grannen der *Stipa*-Arten (Abb. 2.3.4–2.3.5) und strecken sich die Rispen der hohen Trespe *(Bromus riparius*, nahe *B. erectus)*. Frühmorgens leuchten überall die gelben Sterne des Wiesenbocksbartes *(Tragopogon orientalis)*, die sich bereits um die Mittagszeit wieder schließen.

VII. Vollsommeraspekt: In der zweiten Hälfte des Juni färbt sich die Steppe weiß; denn

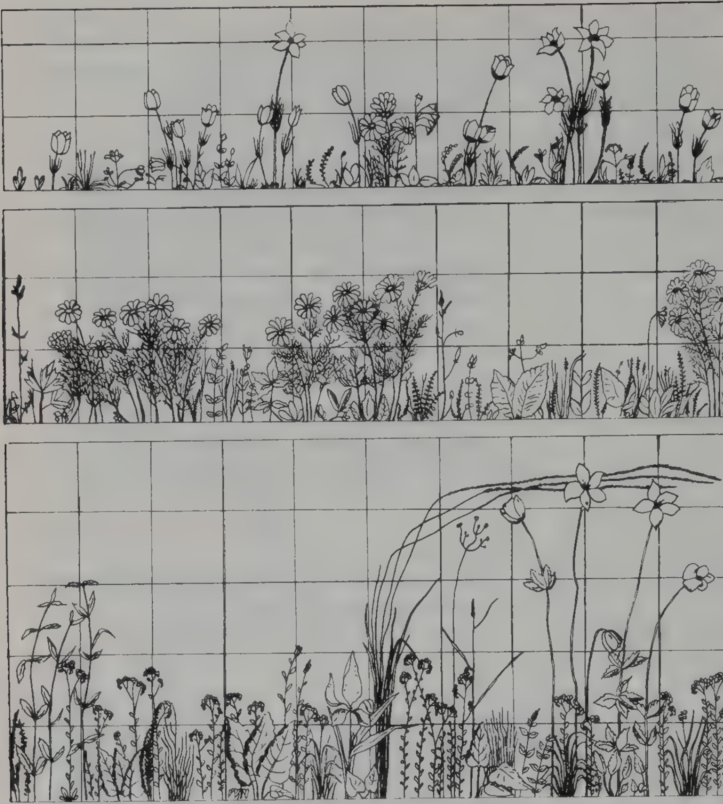


Abb. 2.3.2: Frühlingsaspekte in der Wiesensteppe (aus WALTER und ALEKHIN 1936). Vertikalprojektion, Quadrate in dm.
Oben. Anfang April: Brauner Aspekt mit lila Flecken von *Pulsatilla patens*; gelblich sind die männlichen Ährchen von *Carex humilis*. Erste *Adonis*-Blüten.
Mitte. Zweite Hälfte des April: Gelber *Adonis vernalis*-Aspekt. Außerdem blüht der zart-blaue *Hyacinthus leucophaeus*. Die Steppe ist noch nicht grün.
Unten: Ende Mai: Blauer Aspekt von *Myosotis sylvatica*, einzelne blühende *Anemone sylvestris* und gelbe Flecken von *Senecio campestris*. Einige *Stipa*-Pflanzen beginnen zu blühen.



Abb. 2.3.3: Frühsommer-Aspekt der Wiesensteppe im Juni (aus WALTER und ALEKHIN 1936). Von links nach rechts auf der Vertikalprojektion: *Trifolium repens, Salvia pratensis, Festuca sulcata, Viola arenaria, Trifolium montanum, Stipa ioannis, Carex verna, Ranunculus polyanthemus, Chrysanthemum leucanthemum, Hypochoeris maculata, Anthoxanthum odoratum, Arenaria graminifolia, Filipendula hexapetala, Carex montana, Agrostis canina, Viola canina, Scorzonera purpurea, Euphorbia gracilis, Potentilla opaca, Festuca rubra, Astragalus danicus, Phlomis tuberosa, Koeleria delavignei, Galium boreale, Echium rubrum, Carex montana.* Am Boden Teppich von *Thuidium abietinum*. Quadrate in dm.



Abb. 2.3.4: Wiesensteppe im Sommeraspekt mit vielen blühenden Kräutern; im Vordergrund sind die runden weißen Köpfchen von *Trifolium montanum* zu erkennen. Die *Stipa* beginnt die federigen Grannen herauszustrecken. Im Hintergrunde in drei Senken (Pods, vgl. p. 193) Espenhaine (Foto B. KELLER).



Abb. 2.3.5: Krautarme *Stipa*-Steppe in voller Blüte. Die federigen Grannen sind im Winde in ständiger wellenförmiger Bewegung. Eine typische unendlich-weite Steppenlandschaft zu Beginn unseres Jahrhunderts (Foto B. KELLER).

nun erscheinen die zahllosen Blütenköpfchen des Bergklees *(Trifolium montanum)* und der Wucherblume *(Chrysanthemum leucanthemum)*, der Spierstaude *(Filipendula hexapetala)* mit den dazwischen eingestreuten Glockenblumen *(Campanula sibirica* und *C. persicifolia)*, den Blüten von *Knautia arvensis* und den hohen Kerzen der Natterzunge *(Echium rubrum)* u. a.

VIII. Hochsommeraspekt: Anfang Juli gelangt dann die rosafarbene Esparsette *(Onobrychis arenaria)* zur Vorherrschaft. Jedoch beginnen die bunten Farben schon zu verblassen. Die Zahl der blühenden Arten wird geringer, die Steppe monotoner. Das gelbe Labkraut *(Galium verum)* blüht um diese Zeit.

IX. Spätsommeraspekt: Von Mitte Juli an erinnert die Steppe nicht mehr an einen Blumenteppich. Viele Pflanzen trocknen ab. Der Hintergrund ist nicht frisch grün, sondern bräunlich. Die jetzt blühenden Pflanzen stehen mehr vereinzelt, wie z. B. die hohen dunkelblauen Rispen des Rittersporns *(Delphinium litwinowi)* und einiger anderer Kräuter.

X. Nachsommeraspekt: Etwas später, Ende Juli, erscheinen die dunkel-braunroten Kerzen des schwarzen Germers *(Veratrum nigrum)*, womit der Sommer seinen Abschluß findet.

XI. Herbstaspekt: Im August und September fehlen der Steppe blühende Pflanzen ganz. Bei großer Trockenheit brennt sie aus und erscheint braun und tot. In diesem Zustand bleibt die Steppe, bis der Schnee sie zudeckt.

Die genauere floristische Zusammensetzung gibt die Bestandsaufnahme (Tab. 2.3) wieder. Sie zeigt uns, daß die meisten Wiesensteppenpflanzen auch in Mitteleuropa vorkommen, und zwar an trockenen, warmen Standorten auf kalkhaltigem Boden als Bestandteile der sogenannten «Steppenheide» oder versteppter Wälder. Allerdings sind es zuweilen andere Unterarten.

Im ganzen beträgt die Artenzahl in der Steppengesellschaft dieses Gebietes 220, wobei die eigentlichen Kräuter stark überwiegen. Unter ihnen sind solche, die weiter im Süden verschwinden (*Salvia pratensis, Chrysanthemum, Filipendula hexapetala, Senecio campestris, Myosotis sylvatica, Pedicularis comosa, Valeriana rossica* u. a.). Die für die südlichen Steppen bezeichnenden Kräuter *(Salvia nutans, Phlomis pungens, Potentilla recta)* fehlen dagegen oder kommen nur an Südhängen vor. Auch unter den Gräsern treten die eigentlichen Horstgräser, vor allem die Federgräser, zurück.

Tab. 2.3: Bestandsliste mit Mengenangaben einer 100 m^2 großen Probefläche im Steppenreservat südlich von Kursk. * bedeutet Arten, die in Mitteleuropa ganz fehlen.

Graminiden	
3 *Bromus erectus* ssp. *riparius*	+ *Agropyrum glaucum* ssp. *intermedium*
2 *Festuca sulcata*	+ *Agropyrum repens*
2 *Carex humilis*	+ *Avena pratensis* ssp. *schelliana*
1 *Agrostis canina* ssp. *tenuifolia*	+ *Bromus inermis*
1 *Avena pubescens*	+ *Briza media*
1 *Poa pratensis* ssp. *tenuifolia*	+ *Koeleria gracilis*
1 *Stipa pennata* ssp. *ioannis*	+ *Phleum phleoides*
1 *Carex praecox*	+ *Carex verna*
+ *Festuca pratensis*	+ *Luzula campestris* ssp. *pallescens*
+ *Stipa stenophylla*	
Leguminosen	
3 *Trifolium montanum*	+ *Cytisus ruthenicus**
2 *Onobrychis arenaria*	+ *Lotus corniculatus*
1 *Lathyrus pannonicus* (= *Orobus albus*)	+ *Medicago falcata*
1 *Trifolium alpestre*	+ *Trifolium campestre*
1 *Vicia cracca*	+ *Trifolium pratense*
+ *Anthyllis vulneraria* ssp. *polyphylla*	+ *Trifolium repens*

Andere Kräuter

3 *Filipendula hexapetala*
2 *Alectorolophus major*
2 *Bunias orientalis*
2 *Hypochoeris maculata*
2 *Tragopogon orientalis*
2 *Viola arenaria*
1 *Achillea millefolium* ssp. *setacea*
1 *Ajuga genevensis*
1 *Androsace septentrionalis*
1 *Arenaria graminifolia*
1 *Arenaria serpyllifolia*
1 *Asperula cynanchica*
1 *Asperula tinctoria*
1 *Campanula sibirica*
1 *Cerastium caespitosum*
1 *Erigeron acer*
1 *Galium verum*
1 *Inula hirta*
1 *Iris aphylla*
1 *Jurinea cyanoides*
1 *Knautia arvensis*
1 *Linum perenne*
1 *Myosotis sylvatica*
1 *Pedicularis comosa*
1 *Plantago lanceolata*
1 *Plantago urvilleana**
1 *Polygala comosa*
1 *Potentilla argentea*
1 *Primula officinalis*
1 *Salvia pratensis*
1 *Stachys recta*
1 *Thymus marschallianus*
1 *Valeriana rossica**
1 *Viola hirta*
+ *Adonis vernalis*
+ *Anthericum ramosum*
+ *Artemisia austriaca*
+ *Berteroa incana*
+ *Betonica officinalis*
+ *Calamintha acinos*
+ *Campanula persicifolia*
+ *Carduus crispus* ssp. *hamulosus*
+ *Centaurea marschalliana**
+ *Centaurea scabiosa*
+ *Convolvulus arvensis*
+ *Delphinium litwinowi**
+ *Dianthus capitatus**
+ *Dracocephalum ruyschiana*
+ *Erysimum hieracifolium*
+ *Euphorbia gracilis**
+ *Euphorbia virgata*
+ *Fragaria viridis*
+ *Galium boreale*
+ *Gentiana ligulata*
+ *Geranium sanguineum*
+ *Helichrysum arenarium*
+ *Hieracium pilosella*
+ *Hieracium* spec.
+ *Melampyrum cristatum*
+ *Nonnea pulla*
+ *Phlomis tuberosa*
+ *Plantago media*
+ *Polygonatum officinale*
+ *Potentilla alba*
+ *Potentilla opaca*
+ *Prunella grandiflora*
+ *Prunella vulgaris*
+ *Pulsatilla patens*
+ *Rumex acetosa*
+ *Rumex acetosella*
+ *Salvia nutans**
+ *Scabiosa ochroleuca*
+ *Scorzonera purpurea*
+ *Senecio campester*
+ *Senecio jacobaea*
+ *Serratula heterophylla**
+ *Sisymbrium austriacum* ssp. *junceum*
+ *Stellaria graminea*
+ *Taraxacum vulgare*
+ *Trinia henningii**
+ *Veratrum nigrum*
+ *Veronica austriaca*
+ *Veronica chamaedrys*
+ *Veronica prostrata*
+ *Verbascum phoeniceum*
+ *Vincetoxicum officinale*

Es herrschen die Rasengräser vor *(Bromus riparius, Agrostis tenuifolia, Helictotrichon (Avena) pubescens, H. schelliana)*. Der südliche Schwingel *(Festuca sulcata)* tritt zwar häufig auf, jedoch nur als Untergras, und kommt selten zur Blüte. Außerdem ist der ganze Boden zwischen den Pflanzen mit dem Moos *Thuidium abietinum* bedeckt. Von Zwiebelgeophyten kommen nur *Hyacinthella leucophaea* und *Gagea erubescens* vor. Steppenläuferpflanzen fehlen fast ganz.

Von den Steppenresten zu Beginn unseres Jahrhunderts gibt es sehr zahlreiche Aufnahmen von Sirygin (1926) aus dem Gebiet von Pensa, von Keller (1931) von den Steppen des zentralen Schwarzerdegebiets, von Lavrenko und Dokhman (1933) aus der Gegend von Starobyelsk, wo 1927 noch 25000 ha vorhanden waren, die als Weide für große Gestüte dienten.

Bemerkenswert ist das häufige Vorkommen von *Carex humilis,* eines typischen Relikts der periglazialen Steppen.

KLEOPOV unterscheidet in der Ukraine:

a) Nördlichste feuchte Wiesensteppe auf degradiertem Chernozem (Agrostideto-Festuceto-Herbetum), die noch zerstreut in Polesien mit vielen Wiesenelementen (*Festuca rubra, F. pratensis, Briza media, Silene nutans, Veronica chamaedrys, Leucanthemum vulgare* u. a. m.) und hygrophilen Steppenelementen (*Stipa ioannis, Poa angustifolia, Phleum phleoides, Agrostis tenuifolia, Filipendula hexapetala, Trifolium alpestre, Galium verum* u. a.) mit einer westlichen Wolynischen, einer Kiewschen und einer Konotop-Variante.
b) Typische Wiesensteppen auf Mächtigem Chernozem (Mesofestuceto-Herbetum) mit viel *Festuca sulcata* und *Koeleria gracilis* sowie südlichen Elementen *Hyacinthella leucophaea, Melandrium viscosum, Astragalus onobrychis, Asperula glauca, Jurinea arachnoidea)* mit einer Podolischen Variante mit westlichen Elementen wie *Dichanthium (Andropogon) ischaemum,* und einer Kiewschen Variante (ärmer an westlichen Elementen). Aus dem Sumy-Gebiet am Nebenfluß Psyol des Dnyeprs werden folgende Aspekte beschrieben: I *Bulbocodium ruthenicum, Gagea* spp. II *Hyacinthella, Carex humilis, Iris flavissima.* III (Anfang Juni) *Salvia pratensis, Pedicularis comosa, Veronica prostrata, Avena pubescens, Stipa ioannis.* IV *Galium verum, Lotus corniculatus, Salvia nutans, Asperula cynanchica, Campanula sibirica,* V *Stipa capillata, Odontites lutea.*
c) Trockene Wiesensteppe auf Übergangsböden vom Mächtigen zum Gewöhnlichen Chernozem (Xerofestuceto-Herbetum) mit einer Beimischung von südlicheren Elementen *(Stipa capillata, St. dasyphylla, Agropyron intermedium, Adonis vernalis, Clematis integrifolia, Phlomis pungens, Centaurea orientalis, Amygdalus nana, Spiraea crassifolia,* das Moos *Tortula ruralis* u. a. m. (Ausführlicher auch über die Unkrautgesellschaften der Waldsteppe bei WALTER 1974 S. 170–176)

2.3.2 Federgrassteppen

Die Federgrassteppe läßt sich in eine nördliche krautreiche Zone auf Gewöhnlicher Schwarzerde und eine südliche krautarme auf Südlicher Schwarzerde einteilen. Die Kräuter sind weniger dürreresistent als die Steppengräser und deshalb bei zunehmender Trockenheit immer weniger wettbewerbsfähig. Sie dringen aber doch weiter gegen das aride Gebiet vor als die Holzpflanzen, weil sie ebenso wie die Gräser ihre Entwicklung frühzeitig abschließen und die oberirdischen Teile während der Dürrezeit einziehen. Einige spätblühende Kräuter, wie bestimmte Umbelliferen, z. B. *Eryngium* oder *Peucedanum,* oder Compositen, wie *Artemisia, Centaurea* oder *Linosyris,* haben sehr tiefgehende Wurzelsysteme oder wasserspeichernde Rübenwurzeln. Der größte Teil ihrer Blätter, vor allen Dingen die Rosettenblätter, vertrocknen zu Beginn der Dürrezeit, während die Blütenstände, die nur sehr wenig Wasser verbrauchen, noch länger erhalten bleiben. Bestimmte Arten, wie *Artemisia*-Arten und Chenopodiaceen-Halbsträucher, sind sogar dürreresistenter als die Gräser und lösen diese, wie wir noch sehen werden, beim Übergang von der Steppe zur Halbwüste ab.

Die Grenze zwischen der Wiesen- und der Federgrassteppe fällt dadurch auf, daß die Federgräser zur Vorherrschaft gelangen und während der Blütezeit die ganzen Flächen durch ihre Grannen in ein Silbergrau färben. Die Pflanzendecke erhält infolgedessen ein zartes, duftiges Aussehen und wird durch den Wind ständig in einer leichten, wellenförmigen Bewegung gehalten (Abb. 2.3.5). Sie gewährt zu dieser Jahreszeit einen besonders schönen Anblick. Von den Federgräsern sind die wichtigsten: *Stipa lessingiana* und im Süden *S. ucrainica.* Auch *Stipa stenophylla* und *S. ioannis* (aus der *S. pennata*-Gruppe) kommen in den nördlichen Teilen vor; sie treten jedoch nur ausnahmsweise stärker in Erscheinung. Zu nennen wäre auch das Pfriemgras *(Stipa capillata).* Die größere Trockenheit der südlichen Steppenzone bedingt nicht nur eine geringere Höhe der Pflanzen und eine mehr xeromorphe Ausbildung der assimilierenden Organe, sondern auch eine geringere Dichte der Pflanzendecke. Deshalb können sich in den Zwischenräumen zwischen den ausdauernden Pflanzen zahlreiche einjährige und niedere Pflanzen ansiedeln. Diese Therophyten entwikkeln sich besonders im feuchten Frühjahr und verschwinden mit Beginn der Trockenheit nach der Samenreife ganz.

Auch die Zwiebelgeophyten spielen eine viel größere Rolle (*Tulipa-, Ornithogalum-, Gagea-, Crocus*-Arten u. a. m.).

Der jahreszeitliche Ablauf weist wiederum eine Reihe sich scharf unterscheidender Aspekte auf. Wir bringen zunächst ein Beispiel von der krautreichen Federgrassteppe bei Starobjelsk:

I. Vorfrühlingsaspekt: Gleich nach Verschwinden des Schnees in der zweiten Hälfte des März ergrünen zwischen den Resten der vorjährigen Pflanzen die Moose *(Syntrichia = Tortula ruralis),* und es entwickelt

sich ein dichter Überzug von blaugrünen Algen *(Nostoc commune)*.

II. Erstfrühlingsaspekt: In der zweiten Hälfte des April erscheinen die Blütenpflanzen: verschiedenfarbige Flecke der niedrigen *Iris pumila,* die leuchtend gelben, großen Sterne der *Adonis wolgensis* und die mehr gelbgrünen, kleinen Sterne der *Gagea pusilla* und *G. bulbifera.* Sehr zahlreich sind die kleinen Winterannuellen (*Erophila verna* und *Holosteum umbellatum*); auf leicht brackigem Boden blühen die Tulpen (*Tulipa schrenkii* und *T. biebersteiniana*).

III. Vollfrühlingsaspekt: Bald darauf wird die Steppe grün, und von diesem Hintergrunde heben sich zahlreiche helle Blütenstände ab (*Orobus albus* und *O. pallescens, Anemone sylvestris, Valeriana tuberosa*) sowie die gelben Blüten der Fingerkräuter (*Potentilla opaciformis* und *P. patula*). Den schönsten Schmuck der ukrainischen Steppen stellt jedoch die mehr an Nordhänge gebundene Pfingstrose *(Paeonia tenuifolia)* dar. Zur selben Zeit zeigen sich die ersten Federgräser (*Stipa ioannis* und *S. rubentiformis*). Auch die zerstreut an Hängen und auf steinigem Boden ein Gestrüpp bildenden Sträucher, wie Schlehe *(Prunus spinosa)*, Zwergmandel *(Amygdalus nana)* und Hülsenstrauch *(Caragana frutex)*, beginnen jetzt zu blühen.

IV. Frühsommeraspekt: In der zweiten Hälfte des Mai bis Mitte Juni erreicht auch diese Steppe den Höhepunkt ihrer Farbenpracht. Jetzt blühen die Federgräser (insbesondere *Stipa lessingiana* und *S. rubentiformis*) sowie die verschiedenen anderen Gräser *(Festuca sulcata, Koeleria gracilis, Bromus riparius)*. Zwischen den weißen Federn erheben sich die dunkelblauen Blütenstände der nickenden Salbei *(Salvia nutans)*, die weißen von *Filipendula hexapetala, Trifolium montanum* und *Arenaria graminifolia,* hellblaue Vergißmeinnicht *(Myosotis sylvatica)*, blaue Glockenblumen *(Campanula steveni)*, rote Köpfe der *Jurinea arachnoidea* und die hohen Kerzen der Natterzunge *(Echium rubrum)*.

V. Hochsommeraspekt: Bald ist die Blütenpracht vorbei. Schon in der zweiten Hälfte des Juni beginnt hier im Süden die Steppe sich braun zu verfärben. Nur wenige Arten kommen erst jetzt zur Blüte: Die gelben *Galium verum* und *Centaurea ruthenica,* der weißliche Wegerich *(Plantago media)*, die rotvioletten *Serratula radiata, Jurinea linearifolia* und stellenweise *Salvia nemorosa.* Um diese Jahreszeit blühen auch die meisten Steppenläufer (*Statice tatarica, Serratula xeranthemoides, Phlomis pungens, Statice latifolia* u. a.). Es herrschen gelbe und blaurötliche Farben vor.

VI. Spätsommeraspekt: Von der zweiten Hälfte des Juli bis Anfang September wird das Bild durch die steifen, metallisch glänzenden Grannen des Pfriemgrases *(Stipa capillata)* und die vielen Doldenblütler (*Peucedanum ruthenicum, Ferula ferulago, Seseli tortuosum, Falcaria vulgaris* u. a.) bestimmt. Auch die Goldaster *(Linosyris villosa)* blüht jetzt.

VII. Herbstaspekt: Von Mitte September bis zum Schneefall ist die Steppe tot. Die Herbstfeuchtigkeit erweckt nur die niederen Pflanzen (Algen und Moose) zu neuem Leben.

Weiter im Süden fehlen Arten wie *Filipendula hexapetala, Trifolium montanum, Anemone sylvestris, Echium rubrum* u. a., die wir bereits von der Wiesensteppe her kennen, ganz, oder sie sind an feuchte Erosionsrinnen gebunden.

Als Beispiel der südlichsten krautarmen Federgrassteppe wählen wir die Steppen des großen, nördlich von der Perekop-Landenge gelegenen Naturschutzgebietes Askania-Nova.

Die Geschichte dieses Naturschutzgebietes beginnt im 18. Jahrhundert, als der 1740 in Württemberg geborene Bauernsohn J. H. Fein vom Herzog Carl Eugen zum Militärdienst gepreßt wurde und einem Offizier, der ihn grundlos mit der Faust ins Gesicht schlug, das Bajonett in den Bauch stieß. Es gelang ihm zu fliehen und mit zwei anderen, dem Aufruf der Zarin Katharina II. folgend, 1763 als erste Auswanderer in der Ursteppe eine große Fläche in Kultur zu nehmen. Seine Nachkommen übernahmen dazu das verschuldete 55 000 ha große Besitztum «Askania Nova», das dem Hause Anhalt-Zerbst (Verwandter der Zarin) zur Förderung der Schafzucht in der Steppe zugewiesen worden war. Der Enkel Friedrich Falz-Fein, der Zoologie studierte, begründete 1887 das 32 000 ha große Steppen-Naturschutzgebiet für einheimische und afrikanische Großwildarten in freier Wildbahn (Abb. 2.3.6). Nach der Oktoberrevolution ging es in staatlichen Besitz über (vgl. WALTER 1985, S. 349–353).

Der Artenreichtum dieser Steppen ist viel geringer (etwa 12 Arten auf 1 m^2) als in den nördlichen Steppen. Die Bestandesdichte geht aus der Vertikalprojektion einer Probefläche



Abb. 2.3.6: Steppenreservat Askania Nova mit afrikanischen Elenantilopen im Hintergrund (Foto H. WALTER).

hervor (s. Abb. 2.3.7). Eine sehr wichtige Rolle spielt *Festuca sulcata*.

Die jahreszeitliche Entwicklung ist hier folgende:

I. Vorfrühlingsaspekt: Im März und Anfang April entwickeln sich hauptsächlich die schon im Herbst ergrünten Blätter des Knöllchen-Rispengrases (*Poa bulbosa* var. *vivipara*) und die goldenen Sterne verschiedener *Gagea*-Arten. Zu gleicher Zeit beginnen auch die Frühjahrsephemeren (Winterannuelle) zu blühen: Das Hungerblümchen *(Draba verna)*, der Ehrenpreis *(Veronica verna)*, das Vergißmeinnicht *(Myosotis arenaria)* und das Hornkraut *(Cerastium ucrainicum)*.

II. Erstfrühlingsaspekt: Um den 15. bis 20. April kommt die Frühjahrsvegetation zur vollen Entfaltung mit roten und gelben Tulpen *(Tulipa schrenkii)* sowie den gelben, lila, weißen und braunen niedrigen Schwertlilien *(Iris pumila)*.

III. Vollfrühlingsaspekt: Bereits im Mai erreicht die Steppe den Höhepunkt ihrer Entwicklung; denn jetzt blühen die Federgräser (*Stipa lessingiana* und *S. ucrainica*) und der Schwingel *(Festuca sulcata)*. Von Kräutern fallen die großen Köpfe der Distel *(Carduus uncinatus)* und die dunkelvioletten Trauben der Königskerze *(Verbascum phoeniceum)* auf. Diese Jahreszeit kann man fast ebenso gut schon zum phänologischen Sommer rechnen.

IV. Frühsommeraspekt: Bald darauf werden die Gräser gelb; doch die Zahl der blühenden Kräuter nimmt noch zu *(Phlomis pungens, Salvia nemorosa, Centaurea ruthenica, Statice tatarica, Salvia aethiopis, Serratula xeranthemoides)*. Auch die gelbe Wucherblume *(Chrysanthemum millefoliatum)*, die oft herdenweise zusammensteht, blüht um diese Zeit.

V. Hochsommeraspekt: Von Mitte Juni bis Mitte Juli ist die Steppe ausgebrannt und tot. Nur wenige Kräuter entwickeln noch ihre Blüten (Abb. 2.3.13).

VI. Nachsommeraspekt: Zuweilen kann die Steppe sich wieder beleben, wenn die *Stipa capillata* ihre langen Grannen aus den Ähren schiebt. Allerdings kommt es nur dann zur vollen Entwicklung, wenn genügend Regen fällt. Sie reicht in guten Jahren ei-



Abb. 2.3.7: Vertikalprojektion durch die südliche Federgrassteppe im Vollfrühling (aus WALTER-ALEKHIN). Quadrate in dm. Von links nach rechts: *Stipa ucrainica, Geranium ucrainicum, Pyrethrum millefoliatum, Stipa capillata* (vor der Blüte), *Draba verna, Festuca sulcata* (2 Pflanzen), *Stipa lessingiana*. Quadrat in dm (aus WALTER 1943).

nem Menschen bis zur Brust; in trockenen bleibt sie niedrig. Um diese Zeit können auch *Centaurea diffusa, Allium guttatum, A. paczoskianum, Peucedanum ruthenicum* u. a. zur Blüte gelangen. Als letzte erscheinen noch *Linosyris villosa und Artemisia austriaca.*

VII. Herbstaspekt: Erst nach dem Einsetzen der Herbstregen beginnt ein erneutes Ergrünen durch die frisch austreibenden Blätter der Federgräser und des Schwingels und durch die zahllosen Keimlinge der Winterannuellen. In diesem halbergrünten Zustande werden die südlichen Steppen vom Schnee zugedeckt. Allerdings bleibt er nur an geschützten Stellen liegen, während er von abgemähten Flächen weggeblasen wird.

In prähistorischen Zeiten war die Steppe Osteuropas wildreich. Sie wurde durch einheimische Huftiere (Antilope und Wildpferd) beweidet; die Steppenreste heute werden meist gemäht, was nicht ganz dieselbe Wirkung hat wie die Beweidung. Die Mahd ist mit ein Grund für die scharfe Abgrenzung der Wiesensteppe gegen den Wald; denn sie läßt keine Holzpflanzen aufkommen. In der ursprünglichen Steppe dürften niedrige Holzarten, wie *Amygdalus nana, Spiraea-* und *Caragana*-Arten, am Waldsaum häufiger gewesen sein.

Der Einfluß der Beweidung wurde in der südlichen Steppe von Askania-Nova untersucht (Shalyt 1938): Starke Beweidung bedingt eine schwere Schädigung der Steppenvegetation. Zunächst verschwinden die Federgräser (Abb. 2.3.8). Von diesen ist *Stipa stenophylla* am empfindlichsten, *Stipa capillata* am widerstandsfähigsten. Der Schwingel *(Festuca sulcata)* bleibt lange Zeit erhalten. Ganz unempfindlich ist das Knöllchen-Rispengras (*Poa bulbosa* var. *vivipara*), das als ein typisches Gras der überweideten Flächen gelten kann. Das einjährige Unkrautgras *Eragrostis minor* erscheint in großen Mengen. Zum Schluß nimmt *Artemisia austriaca* zu.

Auch viele schönblütige Steppenkräuter verschwinden bei Beweidung (z. B. *Phlomis pungens, Ph. tuberosa, Iris pumila, Jurinea linearifolia, Onosma tinctorium* u. a.). Dagegen breiten sich andere, die vom Vieh nicht gefressen werden, stark aus, z. B. die Wolfsmilch *(Euphorbia segueriana)* oder *Kochia sedoides.* Wir sehen somit, daß starke Beweidung viele Steppenpflanzen zum völligen Verschwinden bringt, wobei sich in den Lücken zahlreiche Unkrautpflanzen ansiedeln, die der Steppe ursprünglich fremd sind (*Artemisia austriaca, Centaurea solstitialis* u. a.). Andererseits hat man aber gerade im Naturschutzgebiet Askania Nova die Erfahrung gemacht, daß völliger Schutz der Steppenvegetation vor Beweidung auch nicht günstig ist. Die Blätter der großen Gräser werden in diesem Falle vor dem Winter nicht entfernt, sondern vom Schnee dem Boden angedrückt. Sie erschweren im Frühjahr das Austreiben der Frühjahrspflanzen, so daß viele wichtige Arten der Steppe verschwinden. Die Vorherrschaft erlangt mit der Zeit immer mehr das Pfriemgras *(Stipa capillata).* Schließlich bildet sich eine so dichte Streuschicht, daß auch die Verjüngung dieses Grases durch Samen erschwert wird. Die Vegetation wird lückenhaft, und es stellen sich auch in diesem Falle Unkrautpflanzen ein, unter denen vor allen Dingen die Disteln (*Carduus hamulosus, Onopordon acanthium* u. a.) auffallen. Zuweilen kommt auch das Gras der Halbwüste *Agropyron cristatum* in fast reinen Beständen vor. Die Pflanzendecke wird inhomogen, was stets ein Zeichen ist, daß das Gleichgewicht der Steppenvegetation gestört wurde. Wir müssen aus diesen Beobachtungen die Schlußfolgerung ziehen, daß für die typische Entfaltung der Steppenvegetation eine gewisse Beweidung notwendig ist, so wie sie im Urzustande stattfand. Eine solche leichte Beweidung bewirkt: 1. das Eintreten von Samen der Steppen-

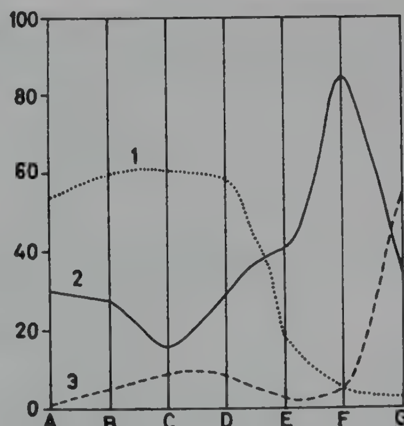


Abb. 2.3.8: Änderung der Dominanz der Arten in der *Stipa*-Steppe mit zunehmender Intensität der Beweidung A → G (nach Shalyt 1938). Ordinate = Gewicht der einzelnen Arten in %. 1 *Stipa*-Arten, 2 *Festuca sulcata,* 3 *Artemisia austriaca.*

pflanzen in den Boden, wodurch die Keimung erleichtert wird; 2. die Vernichtung der sich einfindenden Unkrautpflanzen durch den Tritt der Tiere; 3. die Entfernung der überschüssigen Blattmasse der Gräser und infolgedessen eine Verringerung der toten Pflanzenschicht im Winter. Alles das zusammen fördert die Erhaltung des Gleichgewichts zwischen den verschiedenen Komponenten der Steppenvegetation und dadurch auch ihre harmonische Entfaltung. Es zeigt sich außerdem, daß die Steppenvegetation sehr empfindlich auf Unterschiede des Mikroreliefs reagiert. Die kleinste Mulde, deren Boden durch Zufluß etwas stärker angefeuchtet wird und die gleichzeitig humusreicher ist, trägt schon eine andere Vegetation mit mehr nördlichem Charakter im Vergleich zu der umgebenden Steppe der Plateaustandorte.

Das wird noch auffallender, wenn wir es mit größeren muldenförmigen und abflußlosen Senken zu tun haben, die gerade in der Zone der südlichen Steppen recht häufig sind und als *Pod* bezeichnet werden. Beim Übergang vom Plateau abwärts bis auf den Boden der Senke können wir hier eine gürtelförmige Anordnung von vielen verschiedenen Vegetationsstreifen feststellen, denen auch eine bestimmte Bodenausbildung entspricht (vgl. p. 193).

Ein Mikromosaik oder Mikrokomplexe der Vegetation in den Steppen kommen durch die Tätigkeit der Nagetiere zustande. Wir erwähnten bereits die größeren Nagetiere wie Ziesel *(Citellus)*, Bobak *(Marmota)* u. a. Ihre Bauten gehen sehr tief bis in den C-Horizont des Bodenprofils. Der um den Ausgang der Bauten herausgeworfene Mutterboden ist humusfrei und kalkreich und hat somit andere Eigenschaften als die oberen Bodenschichten. Bei solonzierten Böden werden auf diese Weise oft salzhaltigere Bodenhorizonte an die Bodenoberfläche gebracht. Deshalb findet man um die Bauten herum eine abweichende Zusammensetzung der Pflanzendecke (Abb. 2.3.9). Sind die Bauten sehr zahlreich und werden sie häufig verlegt, so entsteht ein Mikromosaik der Pflanzendecke (Lavrenko 1952). Es dauert sehr lange, bis der Boden und die Vegetation an diesen gestörten Stellen wieder das normale Aussehen annehmen. Wird die Steppe umgeackert, so kann man vom Flugzeug aus die vielen hellen Stellen mit dem humusarmen Boden, die den früheren Bauten entsprechen, noch nach vielen Jahren erkennen.

Vielleicht noch größer ist die Bedeutung der kleinen Nager (*Microtus*-Arten, *Lagurus lagurus* u. a.). Sie durchwühlen nur die oberen Bo-



Abb. 2.3.9: Steppe des Starobyelsk-Reservats. Über die Stipa ragen die Blütenstände von *Phlomis tuberosa* heraus. In der Mitte ist der abgeflachte Hügel-Bau des großen Steppennagers *Marmota bobac* deutlich erkennbar (Foto V. N. Pavlov).

denschichten, so daß der Boden wenig verändert wird. Dafür weiden sie um die Bauten herum fast alle Pflanzen ab, selbst die unterirdischen Teile der Horstgräser. Wenn der Boden kahlgefressen ist, dann verlegen sie die Kolonie an eine andere Stelle. Auf der Fläche, die durch die Exkremente und den Urin stärker gedüngt ist, beginnt eine Wiederbesiedlung durch nitrophile Arten *(Hyoscyamus, Chenopodium, Sisymbrium)* und kalkliebende Arten auf der ausgeworfenen Erde tieferer Schichten. Es folgt eine Sukzession von perennen Arten, bis die zonale Vegetation wiederhergestellt ist. Die großen Nager haben einen sehr viel größeren Weidebereich, so daß die Vegetation durch sie nicht so stark lokal verändert wird.

Die kleinen Nager vermehren sich alle 4–5 Jahre stärker und weisen ein sehr ausgeprägtes Maximum alle 10 Jahre auf. In den Steppen der Mongolei wurden auf einer Fläche von 500 000 ha pro Hektar etwa 1000–3000 Bauten von *Microtus brandtii* gezählt. Die Nager vernichteten 90% der Pflanzenmasse, so daß für das Vieh keine Weide vorhanden war.

Wir können somit sagen, daß die Veränderung der Vegetation durch die kleinen Nager sehr intensiv ist, aber nur kurz anhält, bei den großen Nagern ist sie weniger intensiv, hält dafür jedoch sehr lange an. Auf jeden Fall ist die Pflanzendecke der Steppen nicht so homogen, wie sie meist beim flüchtigen Anblick erscheint. Durch die Tätigkeit der Nager kommt auch eine gewisse *Rotation* auf den Mikrokomplexen zustande, d. h., die einzelnen Pflanzenarten lösen sich ständig auf bestimmten Wuchsorten ab, was wahrscheinlich stets die Voraussetzung für die dauernde Erhaltung der zonalen Vegetation in unveränderter Zusammensetzung auf größeren Flächen ist.

Kleopov unterscheidet wiederum eine Reihe von Varianten (vgl. Walter 1974, S. 176–190) die er alle zu den Herbeto-Stipeta (krautreiche) und den Stipeta (südliche krautarme) zusammenfaßt.

In diesem Gebiet ist die Gattung *Stipa* mit 8 Arten vertreten, von denen *Stipa ioannis* nicht über die Zone des Gewöhnlichen Chernozems nach Süden hinausgeht, während die *Stipa capillata* nur der Zone des nördlichen Mächtigen Chernozems fehlt, nach Süden jedoch noch in der Halbwüste vorkommt.

Auf den Donetz-Höhen unterscheidet Kleopov folgende Höhenstufen:

170–210 m – auf südlichem Chernozem (Humusgehalt 6%). Trockene krautreiche Federgrassteppe, nur in Senken *Prunus spinosa* und *Caragana frutex*-Gebüsch (Xeroherbeto-Stipetum)

200–250 m – Boden-Übergang von Südlichem zu Gewöhnlichem Chernozem. Frische Federgrassteppe (Mesoherbeto-Stipetum)

250–300 m – auf Gewöhnlichem Chernozem. Feuchte krautreiche Federgrassteppe (Hygroherbeto-Stipetum) mit Steppenschluchtwäldern

über 300 m – auf Mächtigem Chernozem (z. T. ausgelaugt). Ein an Wiesensteppen erinnerndes Suprahygro-herbeto-Stipetum mit Steppenschluchtwäldern, die sogar auf ebene Flächen herausgehen. *Stipa ioannis* fehlt, aber unter den Kräutern kommen *Anemone sylvestris, Ranunculus polyanthemus, Veronica chamaedrys, Chrysanthemum corymbosum* und *Scorzonera purpurea* vor, während die südliche *Salvia nutans* fehlt.

Pedobiome

Kleopov behandelt auch die Steppen-Pedobiome, wie steinige (Petroherbeto-Stipetum), brakkige (Herbo-Stipetum halogenum), leicht-sandige (Subpsammo-Herbeto-Stipetum) und solche auf tiefen sandigen Flußterrassen des Bug, Dnyepr und Donetz (Psammo herbeto-Stipetum).

Bei den letzteren besitzt der Boden einen schwarzerdeartigen, sandigen Humushorizont von 20–25 cm Mächtigkeit. Die Vegetation unterscheidet sich stark von der auf Löß. Es herrschen Arten des Sandbodens vor: *Koeleria glauca, Festuca ovina* ssp., *Stipa ioannis* ssp. *sabulosa* und von Kräutern *Artemisia campestris, Euphorbia seguieriana, Thymus odoratissimus* bzw. *T. borysthemicus, Helichrysum arenarium, Scabiosa ucrainica, Plantago arenarium,* das Moos *Tortula ruralis* und die Flechten *Cornicularia steppae, Cladonia foliacea, C. rangiferina* (also praktisch identisch mit der Sandvegetation in der Oberrheinischen Tiefebene), aber auch östliche Arten wie *Goniolimon graminifolium* und *Syrenia* spp. Im Frühjahr treten annuelle Ephemeren auf (*Poa bulbosa, Cerastium* spp., *Erophila verna*), aber auch *Pulsatilla* spp.

Anthropogene Eingriffe:
In Askamia Nova wurde der Einfluß von Brand untersucht: Nach einem einmaligen Brande erholt sich die Steppenvegetation bald wieder. Erst wiederholtes Abbrennen führt zu einer Degradierung durch Unkräuter.

Was die Beweidung anbelangt, so kommt es sehr auf deren Intensität an. Eine leichte Beweidung wirkt sich, wie erwähnt, eher fördernd aus. Zur optimalen Entwicklung der Steppe ist sie erforderlich. Bei stärkerer Beweidung verschwinden die *Stipa*-Gräser und *Festuca sulcata* breitet sich stark aus, auch die xerophileren Kräuter werden gefördert, weil sie weniger gern gefressen werden. Ist die Beweidung sehr stark, dann dominiert *Poa bulbosa,* die nur kurze Zeit grün ist, worauf die Steppe wüstenhaft wird; es bleiben nur die Weideunkräuter nach (*Euphorbia* spp., *Thymus* spp., *Artemisia austriaca, Artemisia maritima*); im Herbst bedeckt die annuelle *Eragrostis minor* die Flächen. Bei extremer Beweidung und starker Trittbelastung verbleibt der kahle Boden. Zur Regeneration ist völliger Schutz und Samenzufuhr aus benachbarter Steppe notwendig.

2.3.3 Wermut-Federgrassteppe (Artemisieto-Stipetum) auf leicht solonzierter Kastanienerde (Kastanozem)

Sie leitet zur Halbwüstenvegetation des Subzonobioms VII a über, in der die Gräser von den Halbsträuchern (vor allem durch *Artemisia* spp.) zurückgedrängt werden. In der Ukraine nimmt sie nur einen schmalen Streifen am Ufer des Karkinit-Meerbusens, an der Küste des Faulen Meeres und am Ufer des Asovschen Meeres bis zur Mündung der Molochna ein. Es kommen noch *Stipa* und *Festuca* vor, aber stärker vertreten ist *Agropyron imbricatum. Artemisia taurica* und *A. maritima* nehmen mit zunehmender Solonzierung überhand. Die Pflanzendecke wird offener und am Boden wachsen Ephemeren, sowie Moose und Flechten, sogar *Nostoc.*

Auf richtigem Solonetz-Boden wachsen *Artemisia maritima* ssp. *salina, Camphorosma annuum, Kochia prostrata, Plantago maritima, Aster tripolium, Lepidium crassifolium, Obione portulacoides* u. a. Für nassen Solonchak sind typisch: *Salicornia europaea, Halocnemum strobilaceum, Suaeda maritima, Puccinellia* (Atropis) convoluta u. a. (weitere Angaben bei Walter 1974, S. 191–200).

Weite Flächen an der Küste des Schwarzen Meeres (Karkinit Meerbusen) sind mit einer solchen Halophytenvegetation bedeckt. Sie dienen der Schafweide (Walter 1974, S. 191–200).

2.3.4 Ökophysiologie der Steppenpflanzen

Die Steppenpflanzen sind einerseits einer extremen Kälte im Winter ausgesetzt, andererseits einer gewissen Trockenheit im Sommer, die sich im Spätsommer und Herbst bis zu einer Dürre verstärken kann. An diese Verhältnisse müssen sie angepaßt sein, um zu überleben.

Die Winterkälte macht ihnen kaum was aus, weil fast alle Arten Hemikryptophyten sind, d. h. die oberirdischen Organe sterben im Herbst ab und die Erneuerungsknospen überwintern an der Bodenoberfläche, wo sie vor Frosttrocknis schon durch eine leichte Schneedecke geschützt sind. Die Zellen der Knospen haben keine Vakuolen und sind kälteresistent. Kälteschäden im Winter bei einheimischen Arten wurden nicht beobachtet.

Der zweite Faktor, die Trockenheit, nimmt von Norden (den Wiesensteppen) nach Süden (den krautarmen Federgrassteppen) ständig zu, dementsprechend auch die Trockenresistenz der Arten.

Alle Steppenarten gehören zum Typus der malakophyllen Xerophyten (Bd. 1, S. 101) und zwar zu den krautigen (strauchige kommen nur im ZB IV ohne kalte Winter vor). Maksimow (1923, 1929), der sich mit der Dürreresistenz der Xerophyten beschäftigte, hat nur Steppenpflanzen untersucht, also krautige malakophylle Xerophyten und nur für diese gilt, daß sie bei Trockenheit große Wasserdefizite der Blätter vertragen.

In der Steppe herrschen 4 Monate lang optimale Wachstumsbedingungen und zwar von April bis Ende Juli: 1) günstige Temperaturen, 2) viel Sonnenlicht, 3) meist gute Wasserversorgung und 4) nährstoffreiche Humusböden.

Diese 4 Monate müssen die Pflanzen für die Stoffproduktion ausnutzen. Als Hemikryptophyten oder Frühlingsgeophyten haben sie genügend Reserven im vorhergehenden Jahr gespeichert, um in kurzer Zeit das Sproßsystem mit einer großen Blattfläche aufzubauen. Damit die Photosynthese ohne Unterbrechung an allen Tagen ablaufen kann, werden bei kurzer vorübergehender Erschwerung der Wasserversorgung die Stomata nicht geschlossen, sondern größere Wasserdefizite, d. h. teilweiser Turgorverlust in Kauf genommen. Nur bei extremem Welken tritt ein Verschluß der Stomata ein, doch werden nach einem Regen die Blätter wie-

Tab. 2.4: Quantitativ anatomische Merkmale von Arten der Gattungen *Asperula* und *Galium* bei zunehmender Xeromorphie (nach Keller 1925).

Arten	Aderung mm · mm^{-2}	Spaltenzahl pro mm^2 Oberseite	Spaltenzahl pro mm^2 Unterseite	Größe der Epidermiszellen (Oberseite) in mm^2
Asperula odorata	312	–	55	0,0061
Asperula tinctoria	642	91	126	nicht gemessen
Asperula glauca	1140	20	442	0,0045
Galium cruciatum	450	–	90	0,0043
Galium rubioides	460	–	119	0,0023
Galium verum	1161	–	436	0,0027

der voll turgeszent. Solche Störungen werden um so besser vertragen, je niedriger (mehr negativ) das osmotische Potential, d. h. je höher die Zellsaftkonzentration der Zellen ist, die, wie wir es von Sonnen- und Schattenblättern der Laubbäume kennen, einen xeromorpheren Bau der Blattorgane zur Folge hat (Bd. 1, S. 95).

Da die Wasserversorgung von der Wiesensteppe im Norden bis zu der Trockenen Federgrassteppe im Süden immer schwieriger wird, nimmt entsprechend auch die Xeromorphie der Pflanzen zu, d. h. die Blätter nehmen an Größe ab und werden dicker, die Epidermiszellen werden kleiner, ebenso die Schließzellen, die Zahl der Stomata pro mm^2 nimmt zu und die Blattaderung wird dichter.

Die Pflanzen der nördlichen Wiesensteppe sind noch weitgehend hygromorph, die der Wiesensteppe mesomorph und die der Federgrassteppe xeromorph. Das kann man am besten erkennen, wenn man entsprechende Arten derselben Gattung vergleicht, was bereits von Keller (1925) gemacht wurde. Er verglich die Xeromorphie von Arten der Gattungen *Galium* und *Asperula* jeweils von einer Waldart, von einer Art der trockenen Wiesen und einer, die bis in die trockenen Steppen vordringt (vgl. Tab. 2.4 oben).

Bei den xeromorphen Arten *Asperula glauca* und *Galium verum* mit nadelförmigen Blättern, deren Ränder nach unten eingerollt sind, mit verdickter Kutikula und stark ausgebildetem Palisadengewebe ist zugleich auch die Dichte der Aderung und die Spaltendichte am größten, auch die Epidermiszellen sind kleiner als bei den hygromorphen Arten *Asperula* (*Galium*) *odoratum* und *Galium cruciatum*.

Die größere Zahl der Stomata pro mm^2 hat zur Folge, daß bei guter Wasserversorgung die Transpiration (aber auch die CO_2-Assimilation) pro Flächeneinheit bei xeromorphen Formen höher ist als bei hygromorphen, was seinerzeit großes Aufsehen erregte, aber von Keller durch folgende Zahlen belegt wurde (Tab. 2.5).

Tab. 2.5: Verhältnis der Transpiration unter gleichen Bedingungen bei der xeromorphen *Asperula glauca* und *Galium verum* zu den hygromorphen *Asperula (Galium) odorata* und *Galium cruciatum* (nach Keller 1925)

Untersuchte Arten	in diffusem Licht		in der Sonne	
Asperula glauca	100	100	100	
A. odorata	32	51	38	
Galium verum	100		100	100
G. cruciatum	33		46	53

In Zeiten der Not jedoch, wenn die Stomata geschlossen sind, verlieren die xeromorphen Arten weniger Wasser als die hygromorphen und können deshalb Dürreperioden besser überstehen, was an ihrem natürlichen Standort von ausschlaggebender Bedeutung ist. Schon früher hatte Zalenski (1904) die Dichte der Aderung der Blätter bei sehr vielen Arten in Osteuropa aus verschiedenen ökologischen Gruppen untersucht und folgende mittleren Werte der Aderung in mm pro cm^2 der Blattfläche gefunden:

Wasserpflanzen	100–149
krautige Waldpflanzen	170–400
Steppenpflanzen	fast stets >1000

Pisek und Cartellieri (1932) haben dies für die Schattenpflanzen des Waldes und die der sonnigen Trockenrasen bestätigt, wobei bei letzteren auch die Stomatazahl pro mm^2 Blattfläche stets höher war.

Dieses Verhalten der malakophyllen Xero-

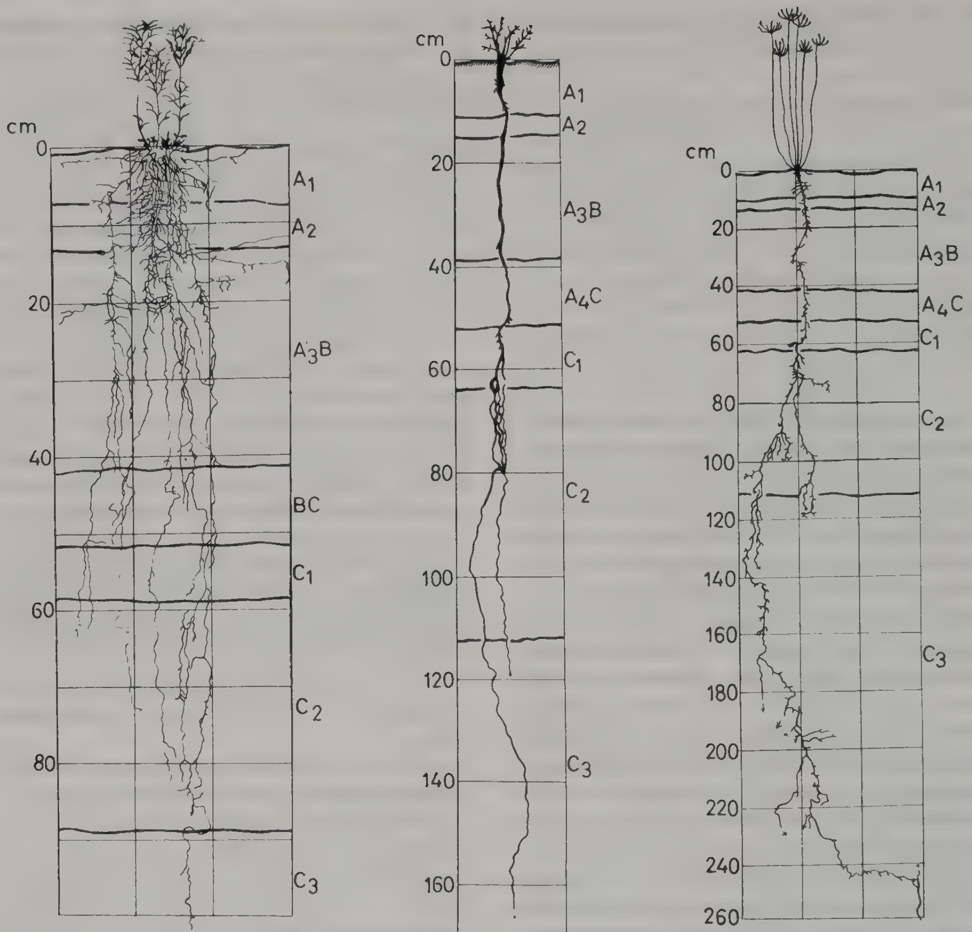


Abb. 2.3.10: Wurzelsysteme von Steppenpflanzen im Reservat Askania Nova auf schwach solonzierter Schwarzerde (nach SHALYT 1938). Links von *Artemisia austriaca* (*Artemisia*-Arten dominieren in Trockensteppen, ihr Wurzelsystem ist noch relativ intensiv). Mitte: Pfahlwurzel von *Falcaria vulgaris*. Rechts: Sehr tiefgehendes extensives Wurzelsystem von *Euphorbia seguieriana* (unter 240 cm in einem alten Wurzelgang).

phyten ermöglicht eine höhere Produktion. Die Böden im Steppengebiet sind stets sehr tiefgründig und die Wurzeln reichen deshalb tief hinunter, aber der größte Teil der Wurzelmasse beschränkt sich doch auf die obersten humosen und nährstoffreichen Bodenhorizonte.

Einige Wurzelsysteme von Kräutern (SHALYT 1950, 1952) zeigt Abb. 2.3.10, die Verteilung der Wurzelmasse im Boden die Abb. 2.3.11. Den abweichenden Wasserhaushalt der Gräser und Kräuter versteht man erst, wenn man die Unterschiede der Wurzelsysteme kennt. Auf eine Besonderheit der Wurzeln in ariden Gebieten muß hingewiesen werden. Die Ausbildung von ephemeren Wurzeln hat STOCKER (1933) in Ungarn und SHALYT (1960) allgemein für die Steppen bestätigt. An den ausdauernden Wurzeln entstehen entweder richtige Seitenwurzeln oder büschelweise Saugwurzeln an warzenförmigen Höckern, wenn der Boden feucht ist. Diese Würzelchen weisen kein sekundäres Dickenwachstum auf, sondern sterben ab, sobald der Boden austrocknet. Sie werden aber sofort wieder gebildet (oft in wenigen Stunden), wenn der Boden wieder feuchter wird. Ihre Lebensdauer kann von wenigen Tagen bis zu vielen Wochen betragen.

Auch auf ein abweichendes Verhalten der spätblühenden Kräuter, die meist eine verdickte Pfahlwurzel und eine Blattrosette besitzen, sei

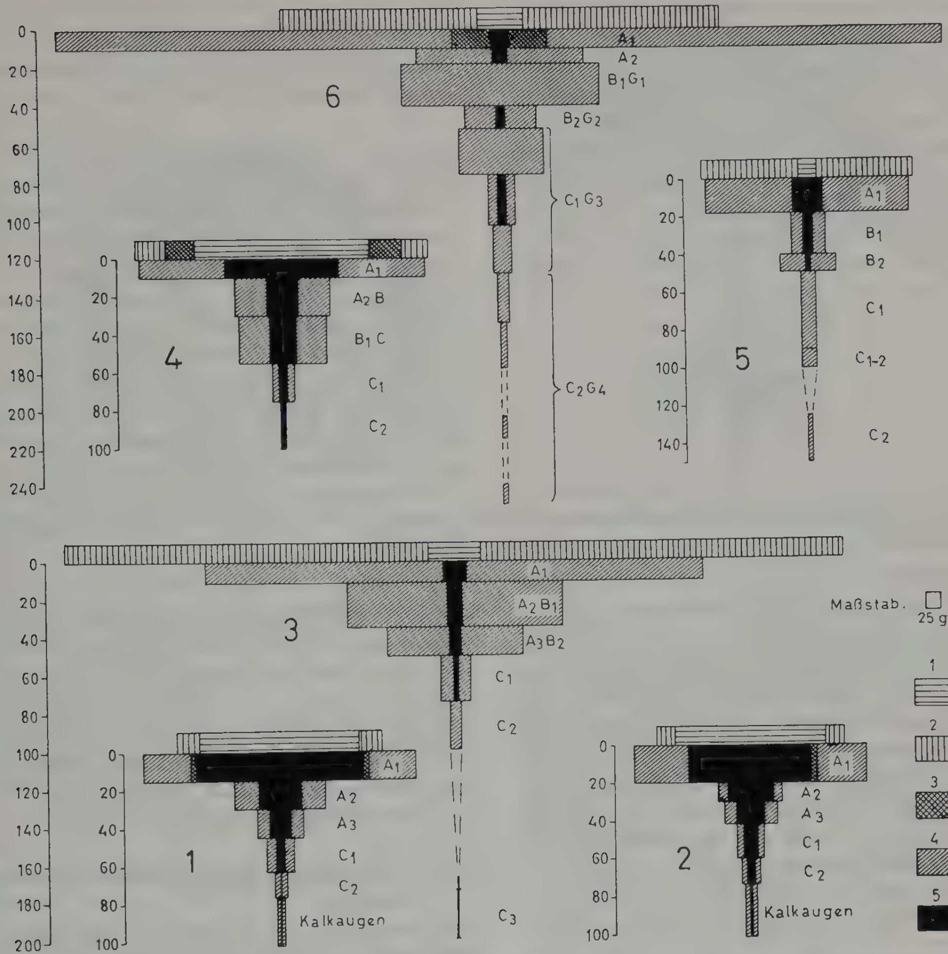


Abb. 2.3.11: Verteilung der Wurzelmasse in g Trockengewicht (Maßstab s. rechts) bei Steppengesellschaften in den verschiedenen durch Buchstaben gekennzeichneten Bodenhorizonten (nach SHALYT). **1** Krautreiche *Stipa lessingiana-Festuca sulcata*-Steppe (Chomutow) auf südlicher Variante der gewöhnlichen Schwarzerde, **2** desgl. mit viel *Salvia nutans*, **3** *Pyrethrum millefoliatum-Festuca sulcata*-Steppe (Askania Nova) auf leicht solonzierter Schwarzerde, **4** *Agropyrum pectiniforme-Stipa lessingiana*-Steppe (Insel Kujük-Tuk, Siwash) auf Kastanienerde, **5** *Kochia prostrata-Festuca sulcata*-Halbwüste (Askania Nova) auf Säulensolonez, **6** *Agropyrum pseudocaesium*-Rasen (Askania Nova) auf Solodböden. Tiefenangaben in cm. Erläuterungen rechts: 1 lebende oberirdische Masse, 2 tote oberirdische Masse (Streu), 3 Knöllchen, Zwiebeln, Rhizome (bei *Poa bulbosa* oberirdisch), 4 feine Wurzeln, 5 grobe Wurzeln.

hingewiesen: Die Blüten entwickeln sich erst im Spätsommer, wenn die anderen Arten schon gefruchtet haben und abzutrocknen beginnen. Die Wasservorräte im Boden sind schon sehr gering. Die Blütenstände und Früchte werden deshalb weitgehend auf Kosten des in den Wurzeln und Sprossen gespeicherten Wassers und der entsprechenden Nährstoffe ausgebildet. Die Blätter vertrocknen, die Blüten- und Fruchtstände transpirieren sehr schwach. Es sind meist Umbelliferen und Compositen, unter denen es auch viele Steppenläufer gibt. Diese gehören zu dem Steppenbild im Spätsommer und Frühherbst. Es sind spätfruchtende Kräuter, deren trockene Fruchtstände als Ganzes eine kugelige Form annehmen und am Grunde eine mechanisch schwache Stelle haben. Bei starkem Wind brechen sie ab und werden rollend fortbewegt



Abb. 2.3.12: Steppenläufer *Goniolimon tataricum* (nach ALEKHIN): Links = blühendes Exemplar, rechts = abgebrochener Fruchtstand, der den kugeligen Steppenläufer bildet.

(Abb. 2.3.12 und 2.3.13). Oft verhaken sie sich, so daß Ballen von über einem Meter entstehen, die bei starkem Wind in großen Sprüngen aus der Ferne kommend und in der Ferne verschwindend an einem mit großer Geschwindigkeit vorbeiziehen. Dabei werden ständig einzelne Samen aus den Kapseln ausgestreut – eine sehr zweckmäßige anemochore Verbreitungsart, die nur in der offenen Steppe möglich ist. Steppenläufer sind die Compositen *Centaurea diffusa, Serratula xeranthemoides,* die Labiaten *Phlomis pungens, Nepeta ucrainica, Salvia aethiopis,* die Plumbaginaceen *Statice tatarica, S. latifolia,* die Umbelliferen *Eryngium campestre, Falcaria vulgaris, Seseli tortuosum,* die Cruciferae *Crambe tatarica, Erucastrum armoracioides,* die Caryophyllaceen *Gypsophila paniculata,* die Chenopodiaceen *Salsola kali, Ceratocarpus arenarius* und die Liliaceen *Asparagus officinalis* sowie *Hyacinthus ciliatus.*



Abb. 2.3.13: Steppenreservat Askania Nova: Steppe im Juli mit fruchtender *Stipa capillata.* Gehalten werden ein großer Steppenläufer *(Phlomis pungens)* und ein kleiner (*Trinia* spec.).

2.3.5 Periglaziale Steppenrelikte in Mitteleuropa

Steppenrelikte kommen auch in Mitteleuropa vor, aber extrazonal auf besonders trockenen und warmen Biotopen, auf denen nach dem Gesetz der relativen Standortskonstanz (Bd. 1, S. 190) lokal ähnliche Verhältnisse herrschen, wie in den Wiesensteppen. Zwar ist das Klima in Mitteleuropa ein humides Waldklima, und die Niederschläge sind während der Vegetationszeit so häufig, daß sich auf Eu-Klimatopen im Mittel keine Trockenperiode bemerkbar macht, die für die Wiesensteppen Osteuropas typisch ist, aber auf flachgründigen Kalkstein- oder Sandböden, bzw. steilen Lößhängen in Südexposition haben die Pflanzen im Sommer häufig vorübergehend unter Wassermangel zu leiden. Das gilt insbesondere für die niederschlagsärmeren Beckenlandschaften, wo, wie bereits erwähnt, schwarzerdeartige Bodentypen zur Ausbildung kommen (Thüringer Becken, Maintal bei Würzburg, Mainzer Becken, Oberrheinische Tiefebene u. a.). In diesen Gebieten findet man an den entsprechenden trockenen und warmen Stand-

orten, die sich durch eine hohe potentielle Evaporation auszeichnen, Pflanzenarten, die als «pontische Elemente» oder «Xerothermrelikte» bezeichnet wurden (vgl. WALTER und STRAKA, 1970; S. 385–397).

Es sind oft dieselben Arten, z. B. *Carex humilis,* die in Osteuropa als periglaziale Relikte angesehen werden (KLEOPOV, 1932, 1941 a). Man hat sich lange Zeit Gedanken gemacht, wann und auf welchen Wegen diese Elemente aus dem Osten oder woher sonst eingewandert sind und die postglaziale Wärmezeit als wahrscheinliche Einwanderungszeit angesehen, als das Klima wärmer und trockener war (daher die Bezeichnung Xerothermrelikte). Ein wichtiger Einwanderungsweg sollte die Donau aufwärts und die Urstromtäler im nördlichen Mitteleuropa westwärts sein. Aber die periglazialen Steppen erstreckten sich durch ganz Mitteleuropa (Bd. 1, S. 135), so daß es sich ebenfalls um periglaziale Relikte handelt, die sich, nachdem das Klima in der Postglazialzeit humider wurde und der Wald sich ausbreitete, auf lokal trockenen und warmen Biotopen halten konnten (oft Südhänge der Flußtäler).

Gestützt wird diese Ansicht insbesondere durch KRAUSE (1950), der durch genaue Beobachtungen nachweisen konnte, daß *Carex humilis* eine standortsfeste Art ist, die kaum wandern kann, sich heute also noch auf ihren sehr zahlreichen, primären Standorten in Mitteleuropa befindet (z. B. im Weichsel- oder Oder-Havel-Gebiet, im Thüringer Becken, Elbhügelland, selten in Schlesien, Mainzer Sand, Bergstraße und Oberrheinische Tiefebene, Neckar-Maingebiet, Schwäbische Alb und Hegau, westliches Bodenseegebiet, aber auch im Böhmisch-Mährischen und Wiener Becken). Dieses Caricetum humilis ist zugleich stets sehr reich an seltenen Steppenarten (genauere Angaben bei WALTER und STRAKA 1970).

Daneben findet man letztere jedoch auch auf sekundären Standorten, z. B. auf vom Menschen bereits in der Jüngeren Steinzeit entwaldeten und als Weiden genutzten trockenen Hängen, die einer starken Bodenerosion unterlagen, so daß sich flachgründige Kalksteinhalden oder steile Lößhänge in Südexposition bildeten (Abb. 2.3.14–15). An solchen Standorten sind die Relikte vor der Konkurrenz raschwüchsiger Wiesenpflanzen geschützt und konnten von ihren primären Reliktstandorten aus sekundär Besitz ergreifen. Es handelt sich um die anthropogenen, ganz extensiv genutzten, daher vor Wiederbewaldung geschützten, aber sehr verschiedenartigen Trockenrasen (ELLENBERG 1982). In diesen als Meso- oder Xerobrometen bezeichneten Pflanzengesellschaften spielt *Bromus erectus* die Hauptrolle. Er steht *Bromus riparius* (= *Bromus erectus* auct.ross.) der osteuropäischen Wiesensteppen sehr nahe. Besonders zu erwähnen sind solche Periglazialrelikte auch auf den Alvars – der flachgründigen silurischen Kalkflächen auf Gotland und Öland (vgl. WALTER-STRAKA 1970, S. 384), aber auch auf der Insel Ösel (Saarema) sowie in N-Estland (LAASIMER, ed. 1975), die meist als Schafweide genutzt werden.

Die begleitenden Reliktarten zeigen keine strenge Gesetzmäßigkeit, was ebenfalls dafür spricht, daß bei der Besiedlung dieser sekundären Biotope der Zufall eine große Rolle spielte. Wir hatten bereits erwähnt, daß viele Arten der alpinen Wiesen, ebenfalls als periglaziale Steppenrelikte zu betrachten sind (p. 114) und wir werden auf solche auch in Ostsibirien bis in die Tundra hinein stoßen. Wenn sie sich dort extrazonal bis zur Gegenwart halten konnten, so ist es sehr wahrscheinlich, daß es ihnen auch in Mitteleuropa gelang. Allerdings findet man im südwestlichsten Teil Mitteleuropas, vor allem im Kaiserstuhl und in der Baar, und sogar im Thüringer Becken in den Trockenrasen auch submediterrane, weniger kälteresistente Elemente, die den periglazialen und den heutigen osteuropäischen Steppen völlig fremd sind, wie *Orchis-* und *Ophrys*-Arten, *Aceras, Himantoglossum, Limodorum, Coronilla emerus* und *C. vaginata, Dictamnus albus, Globularia nudicaulis, Teucrium chamaedrys, T. montanum,* um nur einige zu nennen, oft in Begleitung submediterraner Gebüsche (*Quercus pubescens, Sorbus aria, S. torminalis, Acer monspessulanum, Cornus mas* u. a.). Bei diesen ist es sehr wahrscheinlich, daß sie in der postglazialen Wärmezeit durch die Burgunder Pforte und durch das Nahe-Tal nach Mitteleuropa einwanderten. Es sind somit keine Relikte, sondern nur nördliche Außenposten der submediterranen Hauptareals (vgl. Arealkarten Abb. 279–286 bei WALTER-STRAKA 1970). Die periglazialen Relikte Mitteleuropas sind wie alle Steppenpflanzen malakophylle Xerophyten, die zu Beginn der «Experimentellökologischen Forschungsrichtung» in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts sehr intensiv untersucht wurden. Bei guter Wasserversorgung transpirieren die Pflanzen sehr intensiv, sobald jedoch der Boden im Sommer austrocknet, schränken namentlich die flach wurzelnden Arten die Trans-

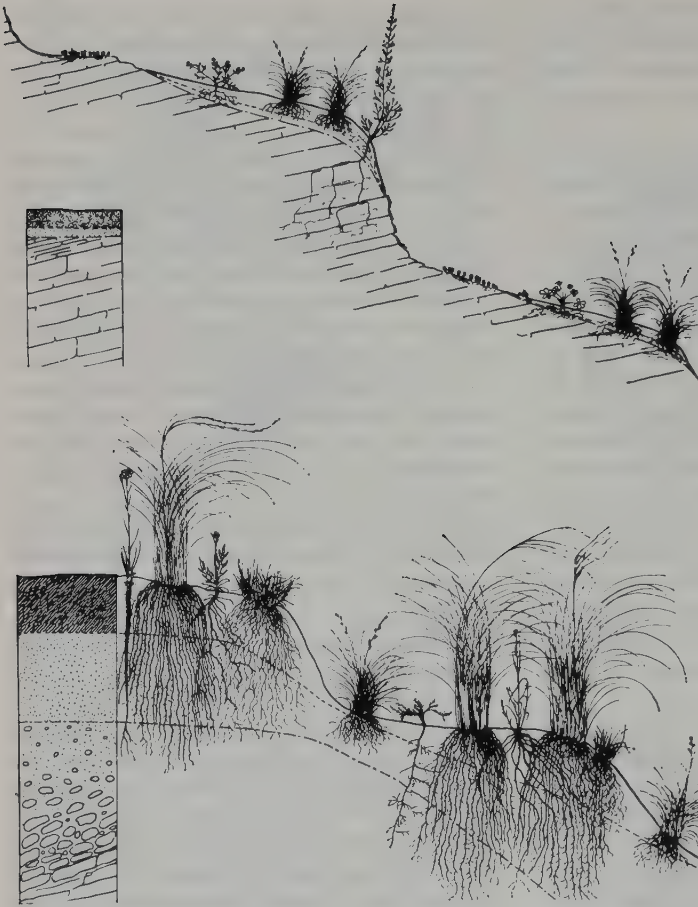


Abb. 2.3.14–2.3.15: Extrazonale Steppenvegetation auf Gips im Kyffhäuser nach MEUSEL, aus ELLENBERG 1982): Oben (2.3.14): Sonnige flachgründige *Festuca glauca*-Felsheide (von links nach rechts – *Sedum boloniense, Alyssum montanum, Festuca glauca, Artemisia campestris; Sedum boloniense, Potentilla arenaria, Festuca glauca.*
Unten (2.3.15): Etwas tiefgründigerer, schwarzerdeartiger Boden (von links nach rechts – *Scorzonera purpurea, Stipa pennata, Scabiosa canescens, Carex humilis, Festuca glauca, Fumana procumbens, Stipa pennata, Carex humilis, Festuca glauca.*

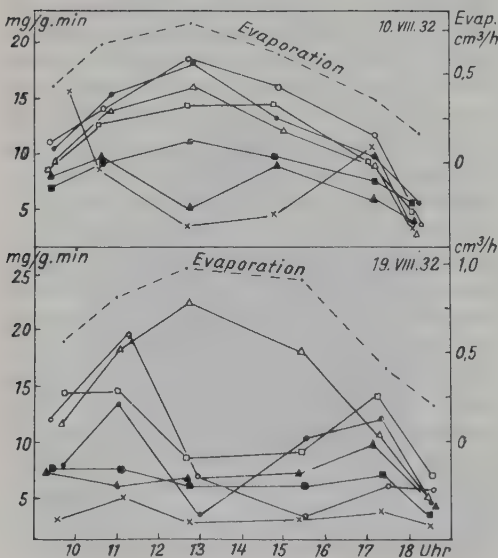


Abb. 2.3.16: Tagesgänge der Transpiration der Steppenheide-Arten im Kraichgau (nach MÜLLER-STOLL, aus WALTER 1968). Oben zu Beginn der Trockenzeit (10. 8. 1932), unten während derselben (am 19. 8. 1932). *Prunella grandiflora* △, *Centaurea scabiosa* □, *Helianthemum chamaecistus* ○, *Genista tinctoria* ■, *Geranium sanguineum* × und *Teucrium chamaedrys* ▲ (beide schon am 10. 8. stark einschränkend).

piration durch Spaltenschluß insbesondere um die Mittagszeit ein (Abb. 2.3.16). Zugleich steigt der potentielle osmotische Druck (– osmot. Potential) an, z. B. auch bei Arten der Sandvegetation in der Oberrheinischen Tiefebene unweit von Heidelberg (VOLK 1931). Sie entspricht, wie erwähnt, weitgehend der Sandsteppe am unteren Dnyepr. Es handelt sich hier um dieselben malakophyllen Arten, die hydrolabil sind und im Sommer ungeachtet der häufigen

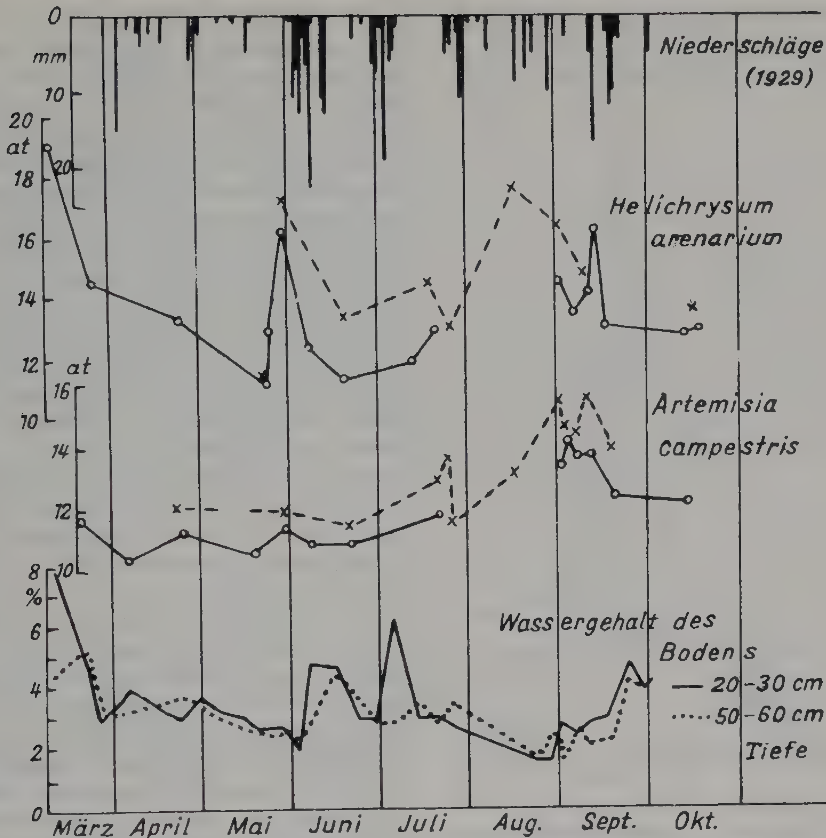


Abb. 2.3.17: Jahreskurve des potent. osmotischen Druckes (– osmotisches Potential) von zwei Arten (jeweils 2 Exemplare) der Steppenheide auf den Sanden der Oberrheinischen Tiefebene (Sandhausen bei Heidelberg). Die Arten reagieren sehr scharf auf kurze Trockenzeiten im Sommer (nach Bestimmungen von Volk, aus Walter 1931).

Niederschläge auf dem leichten Sandboden kurzen Trockenperioden ausgesetzt sind und sehr starke Schwankungen der Zellsaftkonzentration aufweisen (Abb. 2.3.17). Der Wasserhaushalt von Pflanzen der trockenen Kalk- oder Lößhänge wurde von Müller-Stoll (1935) untersucht. Wie Abb. 2.3.18 zeigt, lagen die Werte der Zellsaftkonzentration (potentieller osmotischer Druck π^*) am gleichen Tage auf dem Wellenkalk stets höher als am Lößhang, wenn man die gleichen Arten verglich – ein Zeichen, daß der Wellenkalk für die Pflanzen trockener ist als der Lößhang. Eine höhere Zellsaftkonzentration bedingt eine geringere Wasseraktivität (= Hydratur) des Protoplasmas, die zur Ausbildung einer xeromorphen Struktur bei malakophyllen Xerophyten führt, unter anderem zu kleineren Blattflächen. Dieses Merkmal ist bei Pflanzen auf Wellenkalk (Abb. 2.3.19) besonders ausgeprägt, am wenigsten bei Pflanzen, die in der Nähe in einem lichten Kiefernwald wuchsen.

Eine vergleichende Untersuchung mehrerer *Stipa*-Arten von einem Südwesthang auf permischen Konglomeraten in Mähren führte Rychnovska (1978) durch. Die xerophytischen Eigenschaften verstärken sich in der Reihenfolge: *S. stenophylla* → *S. ioannis* → *S. pulcherrima* → *S. capillata*. Die mikroklimatischen Messungen ergaben dieselbe Reihenfolge einer zunehmenden Trockenheit der Standorte dieser *Stipa*-Arten. Die Untersuchung der Transpiration und der Wasserverhältnisse während einer Dürreperiode zeigte, daß die Gräser in der oben genannten Reihenfolge zunehmend an erschwerte Wasserversorgung angepaßt sind, nur *S. capillata* wurde stark geschädigt. Allerdings wurde dieses spätblühende Gras noch vor der Blüte von der Dürre betroffen, während die anderen bereits

fruchteten. Diese Reihenfolge der *Stipa*-Arten stimmt mit ihrem Verhalten in Osteuropa überein (vgl. auch SLAVIKOVA 1983).

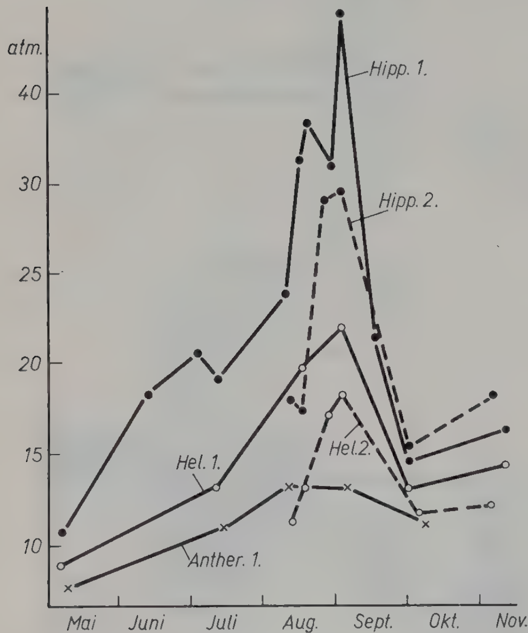


Abb. 2.3.18: Jahreskurve des potent. osmotischen Druckes von Arten auf 1 = trockenem Wellenkalk und auf 2 = Lößhang im Kraichgau (nach MÜLLER-STOLL, aus WALTER 1968). Hipp. = *Hippocrepis comosa,* Hel. = *Helianthemum chamaecistus,* Anther. = *Anthericum ramosum*; die Werte am Standort 1 liegen höher als die von 2.

2.3.6 Westsibirische Steppen

Die osteuropäische Steppenzone verbreitert sich östlich der Ukraine und erreicht zwischen Pensa und dem Nordkaukasus die größte Breite von über 1000 km. Sie verengt sich dann im Trans-Wolgagebiet und südlich vom Ural, um sich südlich von Omsk nach Süden im Kazakhstan-Gebiet wieder zu erweitern. Doch gewinnen dort die sehr trockenen, wüstenhaften Steppen die Oberhand (Abb. 2.3.20). Das Klima der Westsibirischen Steppenzone zeigen die Klimadiagramme von Omsk, Barnaul, und von den nördlichsten Steppen das von Krasnoyarsk (Abb. 2.3.21–2.3.28). Die günstige Vegetationszeit dauert hier noch 4 Monate, aber die Winter sind lang und kalt.

60% der Regen fallen von Mai bis September.

Im Mittel ist das Klima semiarid (Ariditätskoeffizient = 1.2), aber in regenreichen Jahren ist das Klima hydrologisch humid, in Trockenjahren dagegen arid.

Das Gebiet zwischen dem Ural und dem Ob-Fluß und dem 52°N sowie dem 56°N – die Baraba-Steppe – ist sehr flach und zeichnet sich durch eine Unzahl von größeren und kleineren *abflußlosen* Seen aus. Die Seen reagieren sehr scharf auf die periodisch auftretenden feuchteren und trockeneren Klimaperioden. Während der ersteren mit höherem Grundwasserstand führen sie Wasser, in den niederschlagsärmeren Perioden trocknen sie aus und verwandeln sich in Wiesen. Die Seen sind oft in Reihen angeordnet und waren meist früher sicher Teile von Flußläufen, die zu den großen, das Gebiet

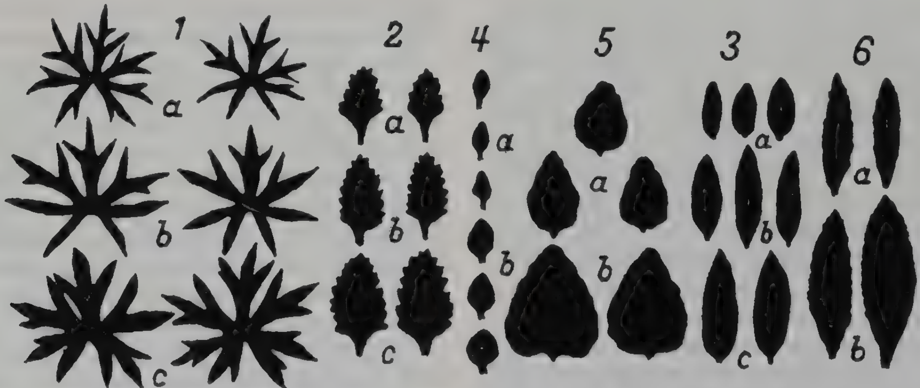


Abb. 2.3.19: Abhängigkeit der Blattform und -größe von der Trockenheit des Standorts und damit von der Hydratur (Höhe des osmotischen Druckes nach MÜLLER-STOLL, aus WALTER 1968). 1 *Geranium sanguineum* (a Trockenrasen, b lichter Kiefernwald, c dichtes Ligustergebüsch), 2 *Teucrium chamaedrys* und 3 *Helianthemum chamaecistus* (a steiniger Boden, b Trockenrasen auf Wellenkalk, c auf Löß), 4 *Thymus serpyllum,* 5 *Origanum vulgare* und 6 *Stachys recta* (a auf Wellenkalk, b auf Löß). ½ nat. Gr.



Abb. 2.3.20: Gliederung der westlichen Schwarzmeer-Kazakhischen Steppe (nach LAVRENKO, aus WALTER 1974). A = Umgrenzung des Gebiets, B = Grenzen der Provinzen, C = Grenzen der Unterprovinzen, 1 Balkano-Moesische Waldsteppe, 2 Osteuropäische Waldsteppe (a = am mittleren Dnyepr, b = mittelrussische, c = transvolgasche), 3 Schwarzmeersteppe (a = am Schwarzen und Asowschen Meer, b = am mittleren Don), 4 Westsibirische Waldsteppe, 5 Transvolga-Kazakhische Steppe (a = transvolga-westkazakhische, b = ostkazakhische, c = altaische Gebirgssteppe, d = tarbagatai-saurische Gebirgssteppe).

Abb. 2.3.21–2.3.28: Klimadiagramme aus der westsibirischen Steppe und aus der ostsibirischen Steppe sowie aus der Mandzhurei (Tsitsikar).

durchziehenden Strömen (Tobol, Ishym und Irtysch) gehörten, die früher die Fläche entwässerten. Soweit die Seen einen unterirdischen Abfluß zum Grundwasser haben, enthalten sie Süßwasser, wenn ein solcher fehlt, verbracken sie oder werden gar zu Salzseen, in denen Salz in trockenen Jahren auskristallisiert.

Shnitnikov (1957) hat alle Angaben über das Austrocknen der Seen West-Sibiriens in den letzten 250 Jahren gesammelt und dabei 7 Zyklen, meist mit einer Dauer von 29–45 Jahren und einem von 20 Jahren festgestellt (1881–1901), die auch mit den Seespiegel-Schwankungen vom Aral- und Balkhash-See übereinstimmen. Am häufigsten waren Zyklen von etwa 30 Jahren. Dieselbe Erscheinung werden wir in Bd. 4 für das Zono-Ökoton VII/VIII in Nordamerika und in der entsprechenden Klimazone auf der Südhemisphäre in der Argentinischen Pampa feststellen. Außerdem verlaufen in der Baraba-Steppe in NE-Richtung wallartige Erhöhungen mit seichten Pfannen, die oft leichte Verbrackung aufweisen. In den Senken zwischen den Wällen sind eutrophe Moore, wohl Reste eines früheren Flußsystems vorhanden. Dadurch ergibt sich ein Vegetationsmosaik, das durch die verschiedenartigen Böden noch verstärkt wird, denn die einheitliche Lößdecke Osteuropas fehlt.

Bei der Wiesensteppe entfallen 80% der frischen Phytomasse auf folgende Arten:

Poa angustifolia, P. stepposa, Phleum phleoides, Festuca pseudovina, Koeleria gracilis, Medicago falcata, Vicia cracca, Fragaria viridis, Libanotis sibirica, Galium verum, Artemisia glauca; dazu kommen *Pulsatilla flavescens, Bupleurum multinerva* und auf steinigen Böden *Allium strictum, Veratrum nigrum, Hemerocallis flava, Lilium tenuifolium, Hedysarum neglectum, Gentiana decumbens, Leucanthemum sibiricum,* u. a.; auf Sand *Elymus jenissensis, Koeleria thonii* und viel *Thymus asiaticus. Stipa*-Arten sind selten.

Auf etwas feuchteren Biotopen sind wiesenartige Bestände aus 50% Gräsern, 20% Leguminosen und 30% anderen Kräutern. 90% der oberirdischen Frischmasse entfielen auf *Poa angustifolia, Agropyron repens* und *Calamagrostis epigeios* sowie *Vicia cracca, Lathyrus pratensis* und *Artemisia laciniata.*

Bei hohem Grundwasserstand entwickeln sich eutrophe Cariceten-Moore, die in regenarmen Perioden vorübergehend austrocknen.

Über die Produktivität dieser verschiedenen krautigen Lebensgemeinschaften haben wir bereits in Bd. 1, S. 68–72 berichtet. In Zentralsibirien ist die Steppenzone weniger deutlich ausgebildet. Man findet die Steppen auf den Angara-Terrassen bei Irkutsk, in den Vorbergen der Gebirge im Transbaikal- und Tuwe-Gebiet, sowie in der Äußeren Mongolei (Abb. 6.0.3 und 6.1.1). Die Abb. 2.3.29–30 geben diese Steppenlandschaft wieder.

2.3.7 Ostasiatische Steppen

Östlich vom Baikalsee wird das Gelände sehr gebirgig. Steppen kommen nur in Becken zwischen bewaldeten Gebirgen vor. Diese ostsibirischen Steppen unterscheiden sich klimatisch sehr scharf von den bisher besprochenen. Sie erhalten die Niederschläge durch Störungen, die vom Pazifik ausgehen und zwar nur im Sommer. Im Winter wird die Wirkung durch das sibirische Hoch bestimmt. Die Winter sind sehr kalt und schneearm, das Frühjahr trocken. Infolgedessen fehlen die Frühlingsephemeroiden ganz, die Steppen ergrünen spät. Die Klimadiagramme zeigen ein sehr spitzes Sommermaximum (Abb. 2.3.25–2.3.28). Von den *Stipa*-Arten fehlen die mit federigen Grannen (Serie *Barbatae*) und es sind nur die Pfriem-Gräser vertreten (Serie *Capillatae*); von der Gattung *Artemisia* spielen Arten des Subgenus *Seriphidium* kaum eine Rolle, wohl aber die des Subgenus *Euartemisia* und *Dracunculus.* Besonders auffallend ist *Filifolium (Tanacetum) sibiricum* mit fädig zerteilten Blättern, die sich im Herbst leuchtend rot färben und der ganzen Steppe auf steinigen Böden diesen Farbton verleihen. Ähnlich sind die Verhältnisse im Ost-Barga-Gebiet bei Hailar (Abb. 2.3.31). Der See Dalai-Nor ist salzig (Abb. 2.3.32). Die Mandschurei ist eine flachhügelige Landschaft mit einem sehr kontinentalen Klima: 60–70% der Jahresniederschläge fallen im Juli-August, die Schneedecke ist gering, das Frühjahr trocken. Die Winter sind kalt (−13 bis −23 °C) mit absolutem Minimum unter −44 °C, die Sommer heiß (23–25 °C), die Jahrestemperatur um 3 °C (vgl. Abb. 2.3.28 Tsitsikar), der Jahresniederschlag 400–600 mm. Das Klima ist semiarid, denn Sodaverbrackung (pH = 9–11) ist in abflußlosen Senken verbreitet. Die Böden sind Chernozeme bis zu leicht podsoligen Grauen Waldböden; sie entsprechen somit der Waldsteppe. Es dominieren *Stipa baikalense* (nahe *St. capillata*) oder *Agropyron cristatum.*

Abb. 2.3.29: Steppenvegetation im Becken von Minusinsk, im Hintergrund die bewaldeten Vorberge des Westlichen Sayan-Gebirges. Im Vordergrund Kurzgrassteppe mit *Festuca lenensis* (= *Festuca sulcata* s. l.), *Koeleria cristata* var. *pilifera* und das Pfriemengras *Stipa krylovii* sowie *Caragana pygmaea* (Foto V. G. Volkova).



Abb. 2.3.30: Steppen im südöstlichen Transbaikalgebiet mit *Stipa krylovii* und der blühenden *Hemerocallis minor* (Foto V. G. Volkova).



Abb. 2.3.31: Landschaft im Ost-Barga-Gebiet bei Hailar. Im Vordergrund typische Steppe, auf Sanddünen im Hintergrund Kiefernwald *(Pinus sylvestris* var. *mongolica)*, im Tälchen *Salix flavida* (Foto DANERT).

Kalidium - Nitraria - Halophyten - Gemeinschaft
Lasiogrostis - Aneurolepidium - Steppe
Stipa - Artemisia - Steppe
Stipa grandis
Lasiogrostis splendens
Aneurolepidium pseudo - agropyrum
Artemisia frigida
Artemisia scoparia
Limonium bicolor, aureum
Nitraria sibirica
Obione fera
Suaeda corniculata
Kalidium foliatum

Kalidium foliatum
Suaeda corniculata
Obione fera
Artemisia frigida
Limonium aureum u bicolor
Nitraria sibirica
Allium polyrrhizum
Lasiogrostis splendens
Aneurolepidium pseudo agropyrum

Abb. 2.3.32: Vegetationsprofil am Ufer des Dalai-Nor mit Halophyten und höheren Steppenpflanzen (nach DANERT et al. 1960).

Folgende Aufnahme zwischen Tsitsikar und Kharbin auf 100 m² bei einer Deckung von 75% gibt die floristische Zusammensetzung wieder: *3 Stipa baicalensis,* sonst alle +; *Lilium tenuifolium, Scilla japonica, Allium nerinifolium, A. condensatum, Iris dichotoma, Gypsophila dahurica, Thalictrum petaloideum, Delphinium grandiflorum, Glycyrrhiza uralensis, Astragalus melilotoides* var. *tenuis, Lespedeza dahurica, Euphorbia pallasii, Haplophyllum dauricum, Ledebouriella seseloides, Bupleurum dahuricum, Phlomis mongolica, Platycodon grandiflorum, Adenophora stenophylla, Ligularia mongolica, Artemisia scoparia, Tanacetum sibiricum, Echinops dahurica, Senecio argumensis.* Charakteristisch sind: *Hemerocallis minor, Anemarrhena asphodeloides* (Lil.), *Clematis hexapetala, Sanguisorba officinalis, Trigonella ruthenica, Scutellaria baicalensis* und *Scorzonera glabra.*

Auf ebenen feinerdereichen Böden herrscht *Aneurolepidium pseudo-agropyrum* absolut vor.

Auf Sanddünen wächst ein *Pinus sylvestris* var. *mongolica*-Wald, an feuchteren Stellen die ostasiatische *Betula platyphylla.*

Die Steppe reicht nach Süden bis auf die Lößhochebene (Abb. 2.3.33), die eine Fläche von 200 000 km² einnimmt. Sie war mit Steppe und Wald bewachsen; nach der Erschließung für Ackerland setzte die furchtbare Bodenerosion ein. Das Land wurde völlig zerschluchtet und ein großer Teil der bis 350 m mächtigen Lößdecke abgetragen. Der Gelbe Fluß Huang Ho (der Vorfluter) wurde zum größten Schlammtransporter der Welt. Von den früheren Steppen sind nur sehr kleine Flächen verblieben, auf denen *Stipa* spp., *Cleistogenes (Diplachne)* spp., *Tanacetum* spp., *Artemisia pectinata, Salsola* sp. und *Zygophyllum mucronatum* wachsen (vgl. WALTER 1974, S. 221–228).

Den jetzigen Zustand zeigen die folgenden bei der Korrektur eingefügten Aufnahmen, die uns B. FRENZEL nach der Rückkehr aus dem Lößgebiet in China dankenswerter Weise zur Verfügung stellte. Abbildung 2.3.34 gibt die heutige tief zerschluchtete Landschaft wieder mit einer spontanen Verbuschung der nicht mehr beackerten weniger steilen Hänge. Auf Abbildung 2.3.35 ist noch ein Restbestand der früheren Steppenvegetation zu erkennen, auf Abbildung 2.3.36 eine Aufforstungsfläche zum Schutz gegen weitere Bodenerosion. Gepflanzt werden meist *Robinia pseudacacia, Morus* und *Crataegus.*

Die heute auftretende Verbuschung der nicht mehr genutzten Flächen ist kein Zeichen einer früheren Bewaldung. Lößablagerungen erfolgen nur auf Flächen mit einer Steppenvegetation. Dick verstaubte Wälder würden rasch absterben. Die ursprüngliche Steppenvegetation wurde durch den Ackerbau fast vollkommen zerstört, was zur katastrophalen Bodenerosion

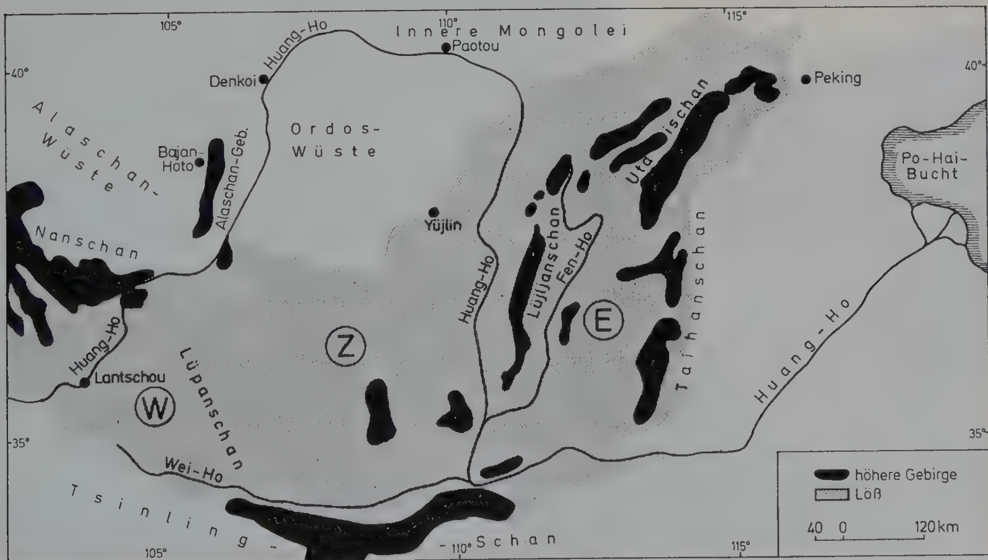


Abb. 2.3.33: Kartenskizze des ostchinesischen Löß-Plateaus (nach KABANOV, verändert aus WALTER 1974) W = westlicher, Z = zentraler, E = östlicher Teil des Lößgebietes.



Abb. 2.3.34: Heutige anthropogene Erosion in den etwa 350 m hohen Lößbergen nördlich des Yei ze ho. An den Steilhängen ist die natürliche Verbuschung zu sehen, nur noch die flacheren Partien werden landwirtschaftlich genutzt (Foto B. FRENZEL).

Abb. 2.3.35: *Stipa* cf. *pennata*-Bestand auf dem nordseitigen Hang (im Schatten) einer etwa 150 m tiefen Lößschlucht am Dorf Po Tou, bei Luo Chuan, Shaanxi, Nord-China (Foto B. FRENZEL).

führte. Nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz der Steppengräser können auch im semiariden Klima Holzpflanzen Fuß fassen.

Robinia ist eine nordamerikanische Waldbaumart, die ein sehr weit horizontal ausgedehntes Wurzelsystem besitzt, und heute der oft gepflanzte Charakterbaum der osteuropäischen Steppe. Lichte *Robinia*-Waldstreifen werden als Schutz gegen winterliche Schneeverwehungen längs den Eisenbahntrassen bis hinunter nach Odessa, also sogar in der trockenen Steppe, angepflanzt. Waldstreifen als Windschutz für die Ackerkulturen durchziehen das Steppengebiet weit nach Süden. Bei ihrer Aufforstung mußten zunächst die Steppengräser entfernt werden. Aber die alten Bäume werden infolge von Wassermangel wipfeldürr und die Bestände lichter; die Steppengräser dringen in den Wald ein und verhindern die Verjüngung des Waldbestandes. Ohne Eingriffe des Menschen verdrängt die Steppe wieder den Wald. Nur im humiden Klima kann ein Wald sich dauernd verjüngen (vgl. p. 153).

2.4 Die Konsumenten

Da die Steppen heute Ackerland sind und die Großwildarten ausgerottet wurden, lassen sich die verschiedenen natürlichen Nahrungsketten und die sekundäre Produktion nicht mehr untersuchen.

Eine systematische Übersicht der heute in der Steppenzone vorkommenden Wirbeltiere und der Wirbellosen findet man in Bd. III der Tierwelt der USSR, 672 pp. (Verlag der Akademie der Wissenschaften (Zoologisches Institut), Moskau-Leningrad 1950, in Russisch). Aber es handelt sich um ein taxonomisches Werk und um die heutigen Verhältnisse der sekundären landwirtschaftlichen Ökosysteme. In diesem Werk wird betont, daß die Zusammensetzung der heutigen Fauna und die zahlenmäßigen Verhältnisse für die einzelnen Arten nur sehr wenig gemeinsames mit der Fauna der Ursteppe aufweisen. Sicher war der Einfluß der zahlreichen Nagetiere auf die Zusammensetzung der Vegetation sehr groß, sowohl durch die selektive Beweidung, als auch durch die Schaffung besonderer Mikrobiotope durch die aus unterirdischen Bauen ausgeworfenen Erdhaufen. Auf diesen konnten sich Sträucher wie *Caragana frutex* u. a. ansiedeln, da ihre Keimlinge nicht der Graswurzelkonkurrenz ausgesetzt waren. Um große Nagerkolonien wurde oft die gesamte Vegetation vernichtet und nach Verlassen der Kolonien eine Sekundärsukzession eingeleitet. Von Bedeutung werden auch lokale Insektenepidemien gewesen sein (Raupenfraß der Pyralidae-Arten an *Festuca sulcata* u. a.) ebenso auch Heuschreckenschwärme oder der Tritt großer Huftierherden. Aber genaue Aufzeichnungen aus alten Zeiten fehlen.



Abb. 2.3.36: Lößschlucht bei Luo Chuan, Shaanxi, Nord-China. Im Vordergrund am Abhang Wiederaufforstung eines Bergrutsches auf Sandlöß (Foto B. Frenzel).

2.5 Die Destruenten

Das für die Konsumenten gesagte gilt auch für die Bodenfauna des Bodens. Es wird jedoch in dem bei den Konsumenten zitierten Werk auf die Beobachtungen über die Regenwürmer von Vysotzki (1898) in der Veliki-Anadol-Steppe hingewiesen. Die Gänge des großen Regenwurms *Dendrobaena (Allobophora) mariupo-*

liensis durchsetzen die oberen Bodenschichten in allen Richtungen und reichen in die Tiefe bis zum höchsten Grundwasserspiegel im Frühjahr (in 8 m Tiefe). Sie erleichtern den Pflanzenwurzeln das Wachstum in die Tiefe. Auch das Wasser dringt in den durch Regenwürmer gelockerten Boden leichter ein. Die Zahl der Wurzelgänge pro m^2 war in 1 m Tiefe 525 und in 8 m Tiefe 110.

Die kleineren Regenwürmer *(Allobophora gordejeffi, A. rosea, A. foetida)* beschränken sich auf die oberen Bodenschichten. Alle Würmer lockern den Boden und machen ihn für das Wasser durchlässiger. Das Volumen ihrer Gänge entspricht einer Bodenschicht von 2 cm. Es wird außerdem die Durchmischung von mineralischen Bodenteilen mit organischen Stoffen gefördert. Ihnen verdankt die Schwarzerde ihre gute Krümelstruktur und die mächtige Ausbildung des Humushorizontes.

In dem zitierten Werk werden auch die Untersuchungen von Gordjagin (1892) über die Ameisen in der Waldsteppe bei Krasno-Ufimsk erwähnt. Dort fand man auf jedem km^2 der Wiesensteppe etwa 10 000 Ameisenhaufen (von den Arten *Lasius niger, Chtonolasius flavus, Formica fusca*) mit einem Durchmesser von 55 cm und einer Höhe von 12,5 cm und einem Volumen des unterirdischen Teiles von 14 dm^3. Das Gesamtvolumen betrug pro 1 km^2 etwa 1200 m^3. Im Gebiet der Solonetzböden holen die Ameisen aus der Tiefe weniger brackige Bodenkörner an die Oberfläche. Infolgedessen findet man auf den verlassenen Ameisenhügeln Pflanzenarten des nicht brackigen Bodens, z. B. wuchsen im Gebiet der Solonetzgesellschaft *Puccinellia (Atropis) convoluta* und *Artemisia maritima* auf den Ameisenhaufen typische Arten der Gesellschaft *Koeleria gracilis* und *Festuca sulcata*.

Schon seit 1871 sind die «Krotovinen» der Steppenbodenprofile bekannt, d. h. die verlassenen Gänge der Nager, die von oben mit schwarzem Humus zugeschüttet wurden.

Es gibt 3 Typen von Nagetierbauen:

1. Tiefe, mehrjährige Baue mit allmählich anwachsenden ausgeworfenen Haufen von *Citellus*- und *Marmota*-Arten.
2. Baue mit wenig tiefen Gängen mit vielen ausgeworfenen Haufen mit einer sehr tief liegenden Kammer (*Spalax*- und *Ellobius*-Arten).
3. Baue mit stark verzweigten oberflächlichen und wenig tiefen Gängen und ebenso wenig tiefen Kammern (*Apodemus*- und *Microtus*-Arten).

Bei 1. erreichen die Gänge eine Tiefe von 2–4 m und mehr. Die Einwirkung auf den Boden sind folgende:

1. Der Boden wird mit organischem Material bereichert (Nahrungsreste, Exkremente und Leichen).
2. Die mineralische Zusammensetzung des Bodens wird durch die herausgeworfene Erde verändert (es können Salze aus der Tiefe an die Oberfläche gelangen, die Mikroflora wird durchmischt).
3. Der Boden erfährt eine Auflockerung, bessere Durchlüftung und das Eindringen des Regenwassers wird erleichtert.

Allerdings wird auch die Bodenerosion durch den lockeren Auswurf begünstigt, es entsteht durch diese auch ein für die Vegetation bedeutungsvolles Mikrorelief.

Sehr aktiv wird in der Ursteppe die Mineralisierung der organischen Substanz durch Bakterien und Pilzmycelien gewesen sein (vgl. den hohen CO_2-Gehalt der Porenluft, p. 161), denn die neutrale Reaktion des Bodens und der milde Humus sind für die Mikroorganismen ein besonders günstiges Substrat.

2.6 Steppenökosysteme

Auf die Besonderheiten der Ökosysteme mit nur krautigen Arten hatten wir im Bd. 1, S. 68–72 hingewiesen und dort auf Abb. 34 (S. 70/71) den typischen Jahresgang der abiotischen und biotischen Faktoren dargestellt. Hier sollen die den Stoffkreislauf betreffenden Produktivitätswerte der verschiedenen Steppentypen verglichen werden.

Die zahlreichen Untersuchungen über die Phytomasse, die Jahresproduktion an Trockengewicht und den jährlichen Abfall an oberirdischer und unterirdischer Masse haben Rodin und Bazilevich (1965) kritisch für die verschiedenen Unterzonen der Steppe in Osteuropa und in Westsibirien sowie im Altaigebiet zusammengestellt. Wir bringen die wichtigsten Werte für sechs Steppentypen in der folgenden Tabelle 2.6 (p. 191). Die Zusammensetzung der Pflanzendecke der einzelnen Typen wird durch vorherrschende Arten charakterisiert:

I Osteuropa (russische Tiefebene)

1. *Bromus riparius, B. inermis, Koeleria graci-*

Tab. 2.6: Produktivität und Stoffkreislauf in den Steppengesellschaften (nach RODIN und BAZILEVICH 1965). Asche als Elemente berechnet

	Osteuropa		Westsibirien und Altaigebiet			
	1. Wiesensteppe	2. Trockene Steppe	3. Wiesensteppe	4. Mäßig trockene Steppe	5. Trockene Steppe	6. Steppenhalbwüste
Phytomasse ($t.ha^{-1}$)	**23,7**	**22,0**	**23,0**	**24,6**	**21,0**	**9,8**
davon grüne Teile ($t.ha^{-1}$)	3,7	2,0	8,0	4,5	3,0	1,4
in Prozent	(16 %)	(9 %)	(35 %)	(18 %)	(14 %)	(14 %)
Wurzeln und Rhizome ($t.ha^{-1}$)	20,0	20,0	15,0	20,1	18,0	8,4
in Prozent	(84 %)	(91 %)	(65 %)	(82 %)	(86 %)	(86 %)
Jahresproduktion = Abfall ($t.ha^{-1}$)	**10,4**	**8,7**	**13,0**	11,2	**9,0**	**4,2**
in Prozent der Phytomasse	(44 %)	(40 %)	(57 %)	(46 %)	(43 %)	(43 %)
davon grüne Teile ($t.ha^{-1}$)	3,7	2,0	8,0	4,5	3,0	1,4
in Prozent	(36 %)	(23 %)	(62 %)	(40 %)	(33 %)	(33 %)
unterirdische Teile ($t.ha^{-1}$)	6,7	6,7	5,0	6,7	6,0	2,8
in Prozent	(64 %)	(77 %)	(38 %)	(60 %)	(67 %)	(67 %)
Stickstoff + Asche						
in Phytomasse ($kg.ha^{-1}$)	**1164**	**993**	**1005**	**1060**	**901**	**345**
davon in grünen Teilen ($kg.ha^{-1}$)	298	105	369	194	136	69
in Prozent	(26 %)	(11 %)	(37 %)	(18 %)	(15 %)	(20 %)
Stickstoff						
im Abfall enthalten ($kg.ha^{-1}$)	127	109	161	122	93	45
von grünen Teilen ($kg.ha^{-1}$)	56	25	107	65	42	16
in Prozent	(44 %)	(23 %)	(66 %)	(53 %)	(45 %)	(36 %)
von Wurzelresten ($kg.ha^{-1}$)	71	84	54	57	51	29
in Prozent	(46 %)	(77 %)	(34 %)	(47 %)	(55 %)	(64 %)
Stickstoffgehalt des Abfalls in Prozent	[1,2]	[1,3]	[1,2]	[1,1]	[1,0]	[1,1]
Asche im Abfall enthalten ($kg.ha^{-1}$)	460	292	420	361	298	116
von grünen Teilen ($kg.ha^{-1}$)	242	80	262	129	94	53
in Prozent	(53 %)	(27 %)	(62 %)	(36 %)	(32 %)	(46 %)
von Wurzelresten ($kg.ha^{-1}$)	218	212	158	232	204	63
in Prozent	(47 %)	(73 %)	(38 %)	(64 %)	(68 %)	(54 %)
Aschengehalt des Abfalls in Prozent	[4,4]	[3,3]	[3,2]	[3,2]	[3,3]	[2,8]
Organogene im Abfall ($kg.ha^{-1}$)[1]	220	109	98	121	108	47
Biohalogene im Abfall ($kg.ha^{-1}$)[2]	11	10	25	13	11	6
Gehalt an Biohalogenen im Abfall in Prozent	[0,1]	[0,1]	[0,2]	[0,1]	[0,1]	[0,05]

[1] nach RODIN: Ca + K + S (organisch)
[2] nach RODIN: Na + Cl + S (überschüssig)

lis, Stipa ioannis, Calamagrostis epigeios, Carex humilis, Medicago falcata, Filipendula hexapetala, Falcaria sioides, Salvia pratensis, Centaurea marschalliana u. a. auf mächtiger, schwach ausgelaugter Schwarzerde, Strelez-Steppe.

2. *Stipa ucrainica, Festuca sulcata, Galium verum, Falcaria sioides, Linosyris villosa* u. a. auf südlicher Schwarzerde und dunklen Kastanienerden, Askania Nova.

II Westsibirien und Altaigebiet

3. *Stipa capillata, S. rubens, Festuca sulcata, Filipendula hexapetala, Thymus marschallianus, Phlomis tuberosa, Libanotis intermedia* u. a. auf ausgelaugter, mittel-humoser Schwarzerde, Plateau am Ob.
4. *Stipa capillata, S. rubens, Festuca sulcata, Koeleria gracilis, Veronica spicata, Medicago falcata* u. a. auf gewöhnlicher Schwarzerde, Altaigebiet.
5. *Stipa capillata, S. rubens, Festuca sulcata, Galium verum, Medicago romanica* u. a. auf südlicher Schwarzerde, Altaigebiet.
6. *Festuca sulcata, Stipa capillata, S. lessingiana, Artemisia frigida, A. glauca* u. a. auf Kastanienerden, Altaigebiet.

.Da in den Steppen der größte Teil der oberirdischen Masse im Herbst abstirbt, so ist die Jahresproduktion an Trockengewicht fast gleich dem jährlichen Abfall (Streuproduktion). Erhalten bleiben nur die basalen Teile der Grashorste und der Sproßteile, die mit dem Alter der Pflanze an Masse zunehmen, so daß die gesamte oberirdische Phytomasse doch mehr als das Doppelte der Jahresproduktion ausmacht. Diese jährlich erzeugte oberirdische Masse schwankt von Jahr zu Jahr sehr stark. So wird z. B. für Askania Nova (krautarme Federgrassteppe) an oberirdischer Masse auf derselben Probefläche angegeben:

in einem feuchten Jahr	4530–6250 kg · ha^{-1}
in einem trockenen Jahr	710–2700 kg · ha^{-1}

Demgegenüber bleibt die unterirdische Phytomasse unverändert. Auf diese Anpassung der Pflanzendecke an die jeweilige Wasserversorgung hatten wir bereits hingewiesen: Bei Trokkenheit wird eine geringere transpirierende und assimilierende Blattfläche gebildet, dementsprechend ist auch die Produktion kleiner.

Überblickt man die Zahlenangaben für die verschiedenen Steppengesellschaften, so kann man feststellen, daß der Anteil der unterirdischen Phytomasse von Norden nach Süden, also mit zunehmender Trockenheit, größer wird. Da die oberirdische Phytomasse jährlich zum größten Teil abstirbt, so steigt der Anteil des jährlichen Abfalls an der Phytomasse, wie diese selbst, von Süden nach Norden. Die tote, an der Bodenoberfläche liegende Streu, der Steppenfilz, erreicht in der Wiesensteppe 8–10 t · ha^{-1}, in der trockenen Steppe nur 3 t · ha^{-1}, da die Produktion an oberirdischer Trockensubstanz im letzteren Falle geringer ist. Doch unterliegt die Streumenge im Laufe der Vegetationszeit großen Schwankungen. Sie wird im Frühjahr und Sommer stark zersetzt und weist deshalb zu Beginn der Dürre im Hochsommer ein Minimum auf. Das Maximum ist im Spätherbst bzw. im Vorfrühling. Der Stickstoffgehalt des Abfalls ist relativ hoch. Die Asche der Gräser zeichnet sich durch ihren hohen Kieselsäuregehalt aus.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß in der Waldsteppe, in der Laubwaldbestände neben Wiesen unter gleichen großklimatischen Bedingungen nebeneinander vorkommen, die Phytomasse der Wiesensteppe viel geringer ist als die der Laubwälder, bei denen der größte Teil aus der Holzmasse von Stämmen und Ästen besteht, die biologisch wenig aktiv sind. Die Netto-Jahresproduktion vom Wald und von der Steppe dagegen unterscheidet sich nicht wesentlich.

Mit zunehmender Trockenheit nimmt die Produktion bei den Steppen natürlich stark ab.

2.7 Die Gliederung der Steppen in Subzonobiome und in Biome

Die Untergliederung wird von Kleopov auf seiner Vegetationskarte der Ukraine sehr genau vorgenommen. Sie ist auch zum Teil auf der Steppenvegetationskarte des europäischen Teiles der UdSSR zu erkennen, doch können wir darauf im einzelnen nicht eingehen. Die Subzonobiome wurden bereits genannt (p. 146).

2.8 Die Orobiome der Steppenzone

Auf die schwach ausgebildeten Höhenstufen des Donetz-Höhenrückens hatten wir bereits hingewiesen. Auf die Orobiome VII am Nordhang der Krimgebirgszüge am westlichen Teil des Nordhanges vom Hauptkamm des Kaukasus – Gebirges und am Südende des Uralgebirges kommen wir noch zurück.

2.9 Pedobiome der Steppenzone

Auf die Varianten der Steppen auf steinigen, sandigen oder brackigen Böden haben wir bereits hingewiesen (vgl. p. 173). Stark abweichend ist die Flora auf leicht verwitternden Kreidehängen in der Ukraine. Es sind ungünstige, schwer besiedelbare Biotope und deshalb haben sich auf ihnen periglaziale Relikte gehalten, die die Konkurrenz von gewöhnlichen Steppenarten nicht aushalten (vgl. Anhang Abb. 2).

Zu diesen Relikten gehören außer der bereits genannten *Carex humilis* und *Helictotrichon (Avena) desertorum* noch *Poa sterilis, Sesleria heuflerianus, Allium strictum, Thalictrum petaloideum, Gypsophila altissima, Trifolium lupinaster, Polygala sibirica, Viola jooi, Schiwerekkia podolica* (Cruciferae), *Seseli hippomarathrum,* in Podolien am Dnyestr auch *Thalictrum foetidum* und *Scutellaria verna* (Walter und Straka 1970). An Steilhängen der mittelrussischen Erhebung finden sich außerdem *Daphne cneorum* (ssp. *julia*), *Androsace villosa,* die Cruciferen *Clausia aprica,* und *Draba sibirica,* dazu *Potentilla tanaitica, Polygala sibirica* sowie die Compositen *Galatella (Aster) fastigiata* und *Chrysanthemum sibiricum* (ssp. *alaniticum*).

Es handelt sich um asiatische Gebirgselemente, nur *Daphne cneorum* ist ein europäisches Gebirgselement.

Auf diesen Reliktstandorten finden sich oft vereinzelt stehende Kiefern *(Pinus sylvestris),* die ja mit der Birke zu Beginn der Postglazialzeit die einzigen Baumarten waren.

Die Pods (Amphibiome)

Besonders charakteristische Pedobiome im Steppengebiet sind die Pods. Es sind rundliche, nasse, aber abflußlose Senken verschiedener Größe. Ein Pod kann eine kleine Mulde sein, aber auch einen Durchmesser von vielen Hundert Meter haben und eine Fläche von bis zu 15 000 ha einnehmen. Die Frage nach der Entstehung dieser Senken ist noch strittig. Makhov (mündlich) konnte durch Bohrungen nachweisen, daß das heutige Relief der Steppe weitgehend dem tertiären Relief unter der Lößdecke entspricht. In tertiären Kalken gibt es Dolinen, die Pods waren dementsprechend wohl präformierte Vertiefungen. Sammelt sich in ihnen im Frühjahr das Schmelzwasser, so kann eine Umlagerung der Schluffkomponente im Löß eintreten und er sackt zusammen, wodurch eine zusätzliche Vertiefung entsteht.

Die Vegetation solcher Senken ist in einzelnen Teilen des Steppengebietes verschieden: Im westlichen Teil der Wiesensteppen sind sie mit Schlehengebüsch *(Prunus spinosa)* erfüllt, das durch die größere Bodenfeuchtigkeit begünstigt wird. Auch andere Sträucher *(Rosa gallica, Rubus caesius, Amygdalus nana, Caragana frutex)* gesellen sich dazu. Der Unterwuchs besteht je nach den Lichtverhältnissen aus Wald- oder Wiesenkräutern.

Im kontinentaleren Bereich der Wiesensteppen handelt es sich meist um Espenhaine, da die Espe *(Populus tremula)* auf feuchten Böden wenig empfindlich gegen leichte Verbrackung ist. Eine solche leichte Sodaverbrackung und Solonetz-Bildung tritt in abflußlosen Senken leicht ein. Im Winter findet in solchen Espenhainen (russ.: Osinovyye Kolki) eine Schneeanreicherung statt, somit im Frühjahr eine bessere Bodendurchfeuchtung. Ähnliche Espeninseln gibt es auch in der Prärie im südlichen Canada mit *Populus tremuloides* z. B. in Saskatchewan (vgl. Bd. 4).

Je nach Abflußbedingungen in den Pods werden die Salze mehr oder weniger ausgelaugt. Ist ein unterirdischer Abfluß vorhanden, so werden Salze herausgelöst und der Solonetzboden wird zu einem *Solodboden.* Dabei wird im Na-Humat das Na^+ gegen H^+ ausgetauscht. Es entstehen saure Humusverbindungen und eine neuerliche Auslaugung beginnt, so daß der Grad der Zerstörung des Bodens diejenige bei einem Podsolboden noch übertreffen kann. Auf solchen Solodböden siedeln sich Weidenbüsche (*Salix* spp.) oder bei stärkerer Vernässung auch Sumpfpflanzen an (Abb. 2.9.1).

In der Südlichen Steppenzone fehlen den Pods die Holzpflanzen, denn die ungünstigen Verhältnisse sind dort in regenreichen Jahren und in Dürrejahren viel extremer ausgeprägt. In regenreichen sind die Pods mit Wasser gefüllt und es entwickelt sich eine Sumpfvegetation. In trockenen Jahren fließt in die Pods unter Umständen überhaupt kein Wasser hinein und der Boden bleibt trocken. Die Vegetation ist infolgedessen niemals im Gleichgewicht und muß sich jeweils an die extremen Verhältnisse anpassen. Der Samenvorrat im Boden umfaßt dementsprechend eine besonders breite Palette von Pflanzenarten, je nach dem Jahr kommen ganz unterschiedliche Arten zur Entwicklung. Eine besonders charakteristische Art ist die Quecke (*Agropyron repens* ssp. *pseudocaesium*). Aber in Trockenjahren herrscht *Festuca sulcata* vor

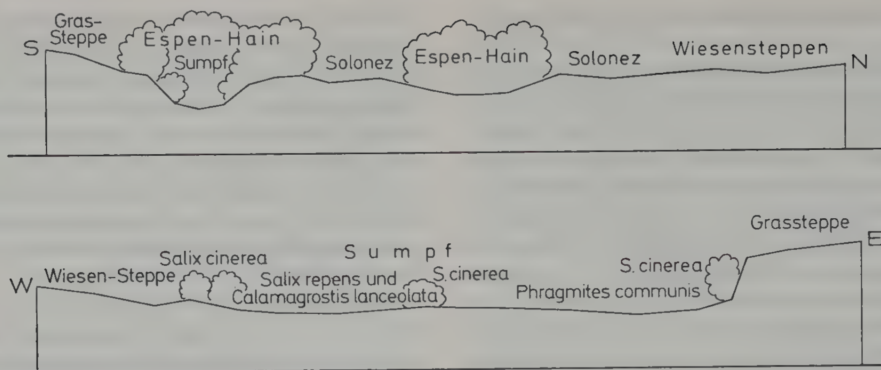


Abb. 2.9.1: Espenhaine (Pods) in der Steppe des Voronesh-Gebietes nach Popov. Oben: Espenhaine in 0,4–1 m tiefen Senken. Unten: Sumpfvegetation in tiefer Senke mit *Salix* – Gebüsch (aus Walter 1974).

und die Vegetation ist ärmer als in der umgebenden Steppe. In feuchten Jahren dagegen beherrscht *Agropyron,* dessen unterirdische Stolonen die Trockenjahre überdauern, das Feld. Daneben wachsen auch *Euphorbia virgata, Centaurea uniloides, Damasonium alisma,* das sich je nach dem Wasserstand sehr verschieden entwickelt. Weitere Arten sind *Nasturtium brachycarpum, Lythrum borysthenicum, Inula britannica, Scirpus supinus, Heleocharis palustris* oder ein Teppich von *Elatine alsinastrum.* Im Wasser steht *Butomus umbellatus,* am Rande oft *Alopecurus pratensis,* 1 m hoch werdend und bis 80% deckend. Zwischen diesen Extremen gibt es je nach Befeuchtungsgrad Übergänge. Feuchte Jahre waren z. B. 1882, 1906, 1911–12, 1927–28, 1932–33, 1942.

Es genügt die Überflutung in einem Jahr, um die Steppenarten zurückzudrängen, aber im ersten Trockenjahr bleibt Raum für ephemere Arten (*Erophila verna, Veronica verna, Myosurus minimus* u. a.), die sich in großen Mengen entwickeln (weitere Angaben in Walter 1974, S. 154, 212–214).

Die Moore (Helobiome)

In dem semiariden Steppenklima können sich nur ausnahmsweise ombrogene Moore bilden. Wie folgende Tabelle 2.7 zeigt, nimmt der Anteil der ombrogenen Moore an der jeweiligen Gesamtfläche der Moore in Osteuropa von Norden nach Süden ständig ab und der der topogenen Niederungsmoore ständig zu.

Die südlichsten, verarmten *Sphagnum*-Moore findet man noch im Waldsteppengebiet von Dnyepropetrovsk und Kirovograd. Auch in der Ungarischen Tiefebene, dem Alföld, kommen

Tab. 2.7: Anteil der Hoch- und Flachmoore (Niederungsmoore) an der gesamten Moorfläche in Osteuropa von Norden nach Süden

Gebiet	Hochmoore	Flachmoore
Nördliches boreales Gebiet	75%	25%
Vyatka-Vetluga-Gebiet	66%	34%
Leningrader Gebiet	65%	35%
Zentrales Gebiet	50%	50%
Weißrussisches, westl. Gebiet	45%	55%
Gebiet der mittleren Volga	40%	60%
Waldsteppenzone	10%	90%
Steppenzone	0%	100%

noch *Sphagnum*-Moore mit *Eriophorum vaginatum, Drosera rotundifolia, Vaccinium oxycoccus* u. a. vor (Simon 1960).

Das Grundwasser der Waldsteppe enthält viel Ca $(HCO_3)_2$, wenn es in den topogenen Mooren an die Oberfläche tritt, entweicht CO_2 und das unlösliche $CaCO_3$ fällt aus. Der Torf solcher Moore ist deshalb sehr kalkreich. Man spricht von einer *Kalkverbrackung* und von *alkalitrophen* Mooren mit einem pH-Wert über 7,0. Typisch für solche Moore sind die hohen Bülten der *Carex elata* ssp. *omskiana* (in Ungarn spricht man von einer Zsombek-Formation). Sie sind besonders bezeichnend für das Grenzgebiet zwischen Wald und Waldsteppe.

Über die Ökologie der Flachmoor-Arten ist nicht viel zu berichten. Obwohl sie an ein nasses Substrat gebunden sind, können ihre Blattorgane doch etwas xeromorph gebaut sein. Das osmotische Potential der größere Höhen erreichenden Arten ist relativ niedrig, z. B. bei den

großen Carices –15 bar, bei *Phalaris* bis –20 bar und bei *Phragmites* an trockenen Standorten –28 bar. Diese Tatsache dürfte auf eine geringe Leistungsfähigkeit des Wasserleitungssystems zurückzuführen sein. Sehr auffallend ist auch die stärkere Xeromorphie der höher inserierten und im Sommer gebildeten Blätter im Vergleich zu den unteren Blättern. Eine erschwerte Wasseraufnahme infolge schlechter Durchlüftung des Bodens dürfte kaum in Frage kommen; denn kleine, zartblättrige Pflanzen haben Werte zwischen –5 bis –10 bar. Die Sauerstoffversorgung der Wurzeln in dem sauerstofffreien und oft H_2S-haltigen Boden wird durch große Interzellularen in der Sproßbasis ermöglicht. Je nasser der Standort ist, desto größer sind die Interzellularräume in den Wurzeln und desto geringer ist ihr spezifisches Gewicht.

Die Flachmoore werden meist als Streuwiesen gemäht. Unterbleibt dies, dann bewalden sie sich in kurzer Zeit. Zuerst treten verschiedene Weiden (*Salix*-Arten) auf, dann folgen auch Baumarten, auf nährstoffarmen Mooren Birken *(Betula)*, auf nährstoffreichen Erlen *(Alnus glutinosa)*, d. h. die Niederungsmoore gehen in Bruchwälder über.

Salzwiesen (Halobiome)
Südlicher, mit zunehmender Aridität, können sich abflußlose Senken bilden. Auf diesen tritt, wie erwähnt, in der Waldsteppe eine Soda-Verbrackung ein, in der trockenen Steppe eine Chlorid-Sulfat-Verbrackung, mit jeweils der entsprechenden Vegetation (vgl. p. 159).

Wasserpflanzen – Gemeinschaften (Hydrobiome)
Natürlich sind in der Steppenzone auch Hydrobiome, d. h. Sumpf- und Wasserbiotope verbreitet. Besonders ausgedehnt sind diese im Mündungsgebiet der großen Flüsse (Dnyestr, Dnyepr).

Es bilden sich dort im Landsenkungsgebiet die *Limane*, die ertrunkenen unteren Teile der Flußtäler. Die unter Wasser stehenden unteren Terrassen des flachen linken Dnyepr-Ufers tragen riesige Röhricht-Bestände mit einem Labyrinth von Wasserläufen, Seebecken, und auch schwimmenden Inseln auf abgerissenen Torfböden mit einer sehr reichen Wasserpflanzenvegetation und Wasserfauna. Floristisch interessante Arten sind *Utricularia vulgaris, Aldrovanda vesiculosa, Vallisneria spiralis* und *Trapa natans* (vgl. Walter 1974 S. 209–212). Durch den Bau der großen Dnyepr-Staudämme haben sich riesige Stauseen gebildet, so daß die ursprünglichen Verhältnisse in der Konka-Aue oberhalb von Nikopol und Kakhovka sich verändert haben dürften.

Die kleinen Steppenflüsse bei Odessa trocknen im Sommer fast aus. Ihre Limane wurden durch eine Sandbarre vom Meer abgeschnitten und haben sich durch die starke Verdunstung in konzentrierte Salzseen verwandelt, die für Heilzwecke Verwendung finden.

2.10 Zono-Ökoton VII/VIII in Sibirien

Die Laubwaldzone des ZB VI Osteuropas keilt am Ural aus. Sie fehlt somit in Westsibirien. Den Übergang von den nördlichen sibirischen Wiesensteppen zur sibirischen Südlichen Taigazone, also das Zono-Ökoton VII/VIII, bilden hier Birken-Espenwälder ohne Hartholzarten. Dieses Zono-Ökoton verläuft etwa über Tomsk–Krasnoyarsk bis zum 89 ° E und biegt dann nach SE, das Becken von Minusinsk umrandend (Abb. 2.3.29). In diesen lichten Wäldern, die oft eine Parklandschaft bilden, besteht die Baumschicht aus *Betula pendula* (*B. alba* nur auf Mooren) und *Populus tremula*.

In der Strauchschicht findet man *Lonicera altaica, Thelycrania (Cornus) alba, Ribes nigrum, R. rubrum,* im südlichen Teil auch *Spiraea hypericifolia, Lonicera tatarica* und *Cotoneaster multiflora.* Die Krautschicht ist wiesenartig mit *Agrostis alba, Calamagrostis arundinacea, Poa pratensis, Bromus inermis, Filipendula ulmaria, Astragalus danicus, Campanula bononiensis* u. a.

Im nördlichen Teil mischen sich boreale Elemente bei, im südlichen Wiesensteppenelemente. Die Abgrenzung des Zono-Ökotons ist schwierig, weil die Birke und Espe auch Vorhölzer auf Lichtungen der borealen Wälder sind und die Birken reine Sekundärwälder in der borealen Zone bilden, wenn man die Nadelholzarten fällt. Um alle Siedlungen findet man deshalb vorwiegend reine Birkenwälder, die sehr geschätztes Brennholz liefern. Die Espe ist viel weniger empfindlich gegen leichte Verbrackung und wächst auch auf Solodböden sehr gut. Sie dringt deshalb im Süden in die Wiesensteppe vor und bildet dort Espenhaine (Osinovyye Kolki, vgl. p. 194) in feuchten, oft leicht brackigen abflußlosen Senken am Rande von Salzwiesen,

die den tiefsten Teil der Senke einnehmen. Besonders eindrucksvoll sind in dieser Beziehung die Verhältnisse desselben ZÖ VII/VIII im Südosten Kanadas, denn die dortige Espenart, *Populus tremuloides*, die sich vegetativ durch Wurzelschößlinge vermehrt, ist viel aggressiver als die entsprechende eurosibirische Art (vgl. Bd. 4).

Im kontinentaleren Zentral-Sibirien östlich vom Yenisey-Fluß ist im Bereich der Steppenzone infolge des sehr unruhigen Reliefs die zonale Gliederung weniger deutlich. Das Klima in diesem Gebiet ist noch kontinentaler als das von Westsibirien und für Birken und Espen zu trokken. Sie werden im ZÖ VII/VIII durch die Kiefer *(Pinus sylvestris)* ersetzt und an Stelle einer Parklandschaft findet man hier lichte Kiefernwälder mit einem Unterwuchs aus Steppenelementen, bzw. aus borealen Elementen. Diese Kiefernwälder im Gebiet der unteren Angara, (Nebenfluß des Yenisey), die bei Irkutsk den Ausfluß des Baikal-Sees bildet, hat LASHCHINSKI (1981) sehr eingehend untersucht. Es handelt sich um ein ebenes Gebiet in 200–500 m NN, das im Süden in die Kanshan-Niederung übergeht, die schon zur Steppenzone gehört. Die Gelände-Arbeiten wurden in den Jahren 1962–1971 durchgeführt.

2.10.1 Klimatische Verhältnisse

Die Jahresmitteltemperatur ist − 4,6 °C, das Januarmittel − 31 °C, das vom Juli jedoch 18–21 °C. Die Zahl der Tage über 0 °C beträgt nur 175, aber davon ist an 102 Tagen das Temperaturmittel über 10 °C. Die absolut frostfreie Periode ist im Süden an der Wiesensteppengrenze 92 Tage, an der Nordgrenze zur Taiga nur noch 70 Tage. Die Temperatursumme über 0 °C ist 1900 °, die über 10 °C noch 1600 °C. Diese Werte zeigen, wie stark die Kontinentalität (kalte Winter und heiße Sommer) ausgeprägt ist.

Entsprechend niedrig sind die Niederschläge: 365–393 mm im Jahr (etwa wie im nördlichen Kazakhstan).

Der Ariditätskoeffizient $(\frac{\text{Jahresniederschlag}}{\text{Jahresevaporation}})$ ist im unteren Angara-Gebiet 1,1 (Klima noch leicht semihumid), während er südlicher in der Kanshan-Wiesensteppe nur 0,9 beträgt (Klima leicht semiarid). Bezeichnend ist die starke Erwärmung der Luft in der zweiten Aprilhälfte bis auf über 20 °C bei wolkenlosem Himmel um die Mittagszeit, zugleich jedoch mit Nachtfrösten bis − 9 °C, was zu einer starken Austrocknung der oberen Bodenschichten führt. Da jedoch Permafrostböden weit verbreitet sind, wird durch das Auftauen derselben die Wasserversorgung der Bäume gewährleistet.

Für die Untersuchungsjahre gelten folgende Werte: Vegetationszeit > 10 °C = 120–148 Tage (Mitte Mai bis Mitte September), produktivste Vegetationszeit > 12 °C = 3 (2,5) Monate.

Temperatursumme > 10 °C = 1406–1762 °;

Mitteltemperatur der Vegetationszeit 12,5–14,9 °C, die des Julimonats = 16,1–20,8;

Absolutes Maximum = 29,9–35,5 °C; absolutes Minimum während der Vegetationszeit − 1,0 bis − 7,2 °C; Jahresamplitude der Temperatur 60–86 °C;

Niederschläge während der Vegetationszeit 158–362 mm; Jahresniederschläge 334–557 mm.

2.10.2 Bodenverhältnisse

Die gut dränierten Böden sind leicht podsoliert und entsprechen den Grauen Waldböden des weniger kontinentalen Osteuropa. Die Böden variieren von lehmigen bis zu sandigen, entsprechend nimmt ihr Nährstoffgehalt ab. Deshalb findet man Kiefernwälder mit einem verschieden anspruchsvollen Unterwuchs:

a) Mit einem krautreichen auf den besseren Böden,
b) mit Kräutern und dem Zwergstrauch *Vaccinium vitis-idaea* auf weniger guten,
c) nur mit den Zwergsträuchern *Arctostaphylos uva-ursi* und *Vaccinium vitis-idaea* auf trokkenen armen Sanden,
d) auf feuchten Böden mit der strauchförmigen *Alnus fruticosa* und Wiesenelementen.

Auf nassen Gleyböden wird die Kiefer durch Birken und Lärchen ersetzt. Die Kiefernwälder auf guten Böden sind sehr artenreich (bis 85 Arten auf 100 m²). Sie werden in diesem im Pleistozän nicht vergletscherten Gebiet als ein Typus der periglazialen Vegetation betrachtet, die in den kalten und warmen Perioden der Postglazialzeit Veränderungen in der einen oder anderen Richtung erfuhr.

Die Erhaltung der Kiefernwälder wird durch häufige Brände ermöglicht. Intensive Brände, durch die der Baumbestand vernichtet wird, fördern die Ausbildung von gleichaltrigen Beständen aus Sämlingen.

Die Untersuchung von Brandspuren an Baumstämmen krautreicher Kiefernwälder ergab, daß sich in den letzten 400 Jahren 9 größere Waldbrände ereigneten. Leichte rasch laufende

Bodenbrände beeinflussen nur den Unterwuchs.

2.10.3 Floristische Verhältnisse

Die Flora der krautreichen Kiefernwälder hat mehr Gemeinsames mit den westsibirischen Birkenwäldern desselben Zono-Ökotons als mit der Flora der Südlichen Taiga. Es überwiegt das *betuletale Element.*

Unterschieden werden in Sibirien folgende phytozönotische Elemente:

I Das boreale: *Carex macroura, Lathyrus humilis, Calamagrostis arundinacea, Hieracium umbellatum, Solidago virgaurea, Pteridium aquilinum;* im Angara-Gebiet besonders *Botrychium virginianum, Pyrola virescens, Melampyrum pratense, Pyrola incarnata, Scorzonera radiata* (in Ostsibirien *Luzula rubescens*).

II Das betuletale: *Aegopodium podagraria, Angelica sylvestris, Thalictrum minus, Lathyrus pisiformis, Dactylis glomerata, Primula macrocalyx, Polygonatum officinale* (Reste der kalten postglazialen Kiefern-Birken-Lärchen-Waldsteppe).

III Das Wiesenelement: *Poa pratensis, Taraxacum officinale, Trifolium repens, T. pratense, Veratrum lobelianum,* auch *Ophioglossum vulgatum* (auf spezifischen Biotopen). Diese Gruppe wird durch Rodungen begünstigt.

IV Das Steppenelement: *Iris ruthenica, Phlomis tuberosa, Veratrum nigrum, Artemisia tanacetifolia* (sibirisch-mongolische Steppen).

Dazu kommen noch die Elemente der Moore und der anthropogenen Vegetation.

2.10.4 Ökologische Untersuchungen

Für diese wurden 2 extrem verschiedene Bestände ausgewählt:

(1) Ein lichter, krautreicher Bestand auf gutem Boden, die *Pinus sylvestris-Brachypodium pinnatum*-Gesellschaft und

(2) Ein ebenfalls lichter Wald auf armen, sandigen Böden, die *Pinus sylvestris-Arctostaphylos uva-ursi + Vaccinium vitis-idaea*-Gesellschaft

Die sehr genauen mikroklimatischen Messungen in verschiedener Höhe über dem Boden ergeben die stärkste Erwärmung an sonnigen Tagen in der 50 cm hohen Krautschicht, die stärkste Abkühlung in der Nacht in der bodennahen Luftschicht unter 20 cm. Der Boden in 1 m Tiefe erwärmt sich im August bis auf 10 °C (Abb. 2.10.1).

Die Wurzeln der Kiefer dringen bis in Bodentiefen mit einer Temperatur von 3–4 °C (in krautreichen Kiefernwäldern bis 2 m tief) (Abb. 2.10.2). Demgegenüber ist die Wurzeltiefe in der Dunklen Taiga nur 10–20 cm.

Über den Wasserhaushalt des Bodens werden folgende Angaben gemacht:

Die Schneedecke betrug vor Beginn des Tauwetters am 3. 3. 1967 bei (1) etwa 50 cm mit einem Wassergehalt unter den Kronen (weniger dichte Schneedecke) von 88 mm, zwischen den Kronen von 101 mm. Der Anteil des Schmelzwassers, der in den Boden gelangt, hängt von den Bedingungen während des Tauwetters ab. Im Laufe der Vegetationszeit ändert sich der Wassergehalt in den einzelnen Bodenschichten dauernd. Die Abb. 2.10.3 zeigt die Chronoisopleten des Wassergehalts in % des Trockengewichts für den Bestand (1) in den Jahren 1963/64 und 1967/68, Abb. 2.10.4 dasselbe für den Bestand (2) auf Sandböden.

Interessant sind in diesem Gebiet mit Permafrostboden die Temperaturverhältnisse im Laufe der Vegetationszeit; auf Abb. 2.10.1 zeigen wir nur die für den Bestand (1) und die Jahre 1962–1970 während der Sommermonate Juni – August bis zu einer Tiefe von 100 cm. Die einfallende Sonnenstrahlung wird innerhalb der dichten Krautschicht absorbiert, so daß sich die Bodenoberfläche maximal im Juli bis auf 25 °C erwärmt. In 100 cm Tiefe erwärmte sich der Boden 1962, 1964, 1965 und 1969 maximal im Juli oder August bis auf 11 °C, in den anderen Jahren nur auf 10 °C, 1968 aber erst Ende August. In 50 cm Tiefe werden 12–15 °C erreicht. Bei dem Bestand (2) ist die Bodenbedeckung nicht so dicht. Deshalb erwärmt sich die Bodenoberfläche bis auf 27–38 °C und in 50 cm Tiefe bis auf 14–17 °C. Auf einer Kahlschlagfläche von Bestand (2) schließlich wurde der Boden voll bestrahlt und erwärmte sich auf 33–42 °C und in 50 cm Tiefe auf 16–20 °C.

Der Wassergehalt des Sandes auf der Kahlschlagfläche war höher als der des entsprechenden Kiefern-Zwergstrauchwaldes (2), da der Verbrauch des Wassers durch die Vegetation fehlte. Im trockensten Jahr 1963 war Ende Juni bis Mitte Juli in diesem Wald (2) in den oberen 50 cm kaum noch nutzbares Wasser vorhanden (Abb. 2.10.4).

Sehr ungünstig in dem Bestand (1) auf lehmigem Boden ist die periodisch auftretende Staunässe mit anaëroben Verhältnissen, die eine Wurzeltätigkeit verhindert. Der Grundwasserspiegel lag z. B. im Jahre 1967 Ende Juni bei − 30 cm und Mitte August sogar bei − 15 cm.

Abb. 2.10.1: Bodentemperaturen in den 9 Jahren (1962–1970) nur für den krautreichen Kiefernbestand (1) mit der geringsten Bodenerwärmung, die sich im wesentlichen auf die oberen 10 cm beschränkt.



Abb. 2.10.2: Pfahlwurzel einer 236 Jahre alten Kiefer, deren Vordringen in die Tiefe durch Permafrost verhindert wurde. Dagegen erfolgt die Ausbreitung in horizontaler Richtung in den obersten, sich stärker erwärmenden Bodenschichten sehr weit, wodurch der lichte Baumbestand bedingt wird.

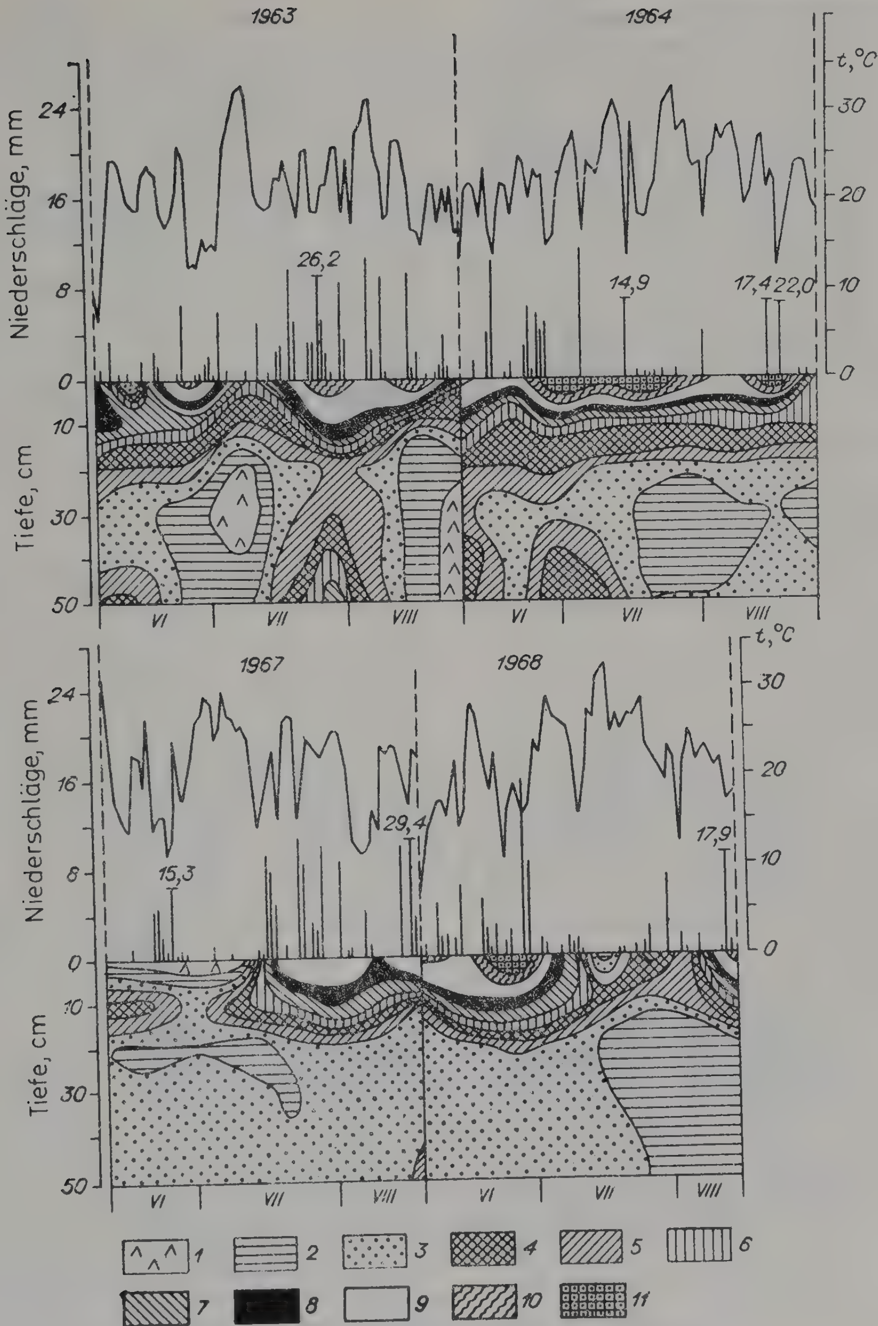


Abb. 2.10.3–2.10.4: Chronoisopleten des Bodenwassergehalts der Kiefernwälder. Dazu oben: Lufttemperatur und einzelne Niederschläge in den Monaten Juni–August (höhere Niederschläge als Zahlen, um die Temperaturkurve nicht zu stören). Von den 8 Untersuchungsjahren als Beispiel hier nur 4 angeführt. Signaturen = Wassergehalt des Bodens in % des Trockengewichts (alle Abb. 2.10.1–2.10.4 nach LASHCHINSKI 1981).

Abb. 2.10.3: Angaben für Bestand (1) – Krautreicher Kiefernsteppenwald auf gutem Boden. Signaturen: 1 = 15–20%, 2 = 20–25%, 3 = 25–30%, 4 = 30–35%, 5 = 35–40%, 6 = 40–45%, 7 = 45–55%, 8 = 55–65%, 9 = 65–95%, 10 = 95–125%, 11 = > 125%. Die nicht ausnutzbare Wassermenge entspricht etwa 15%.

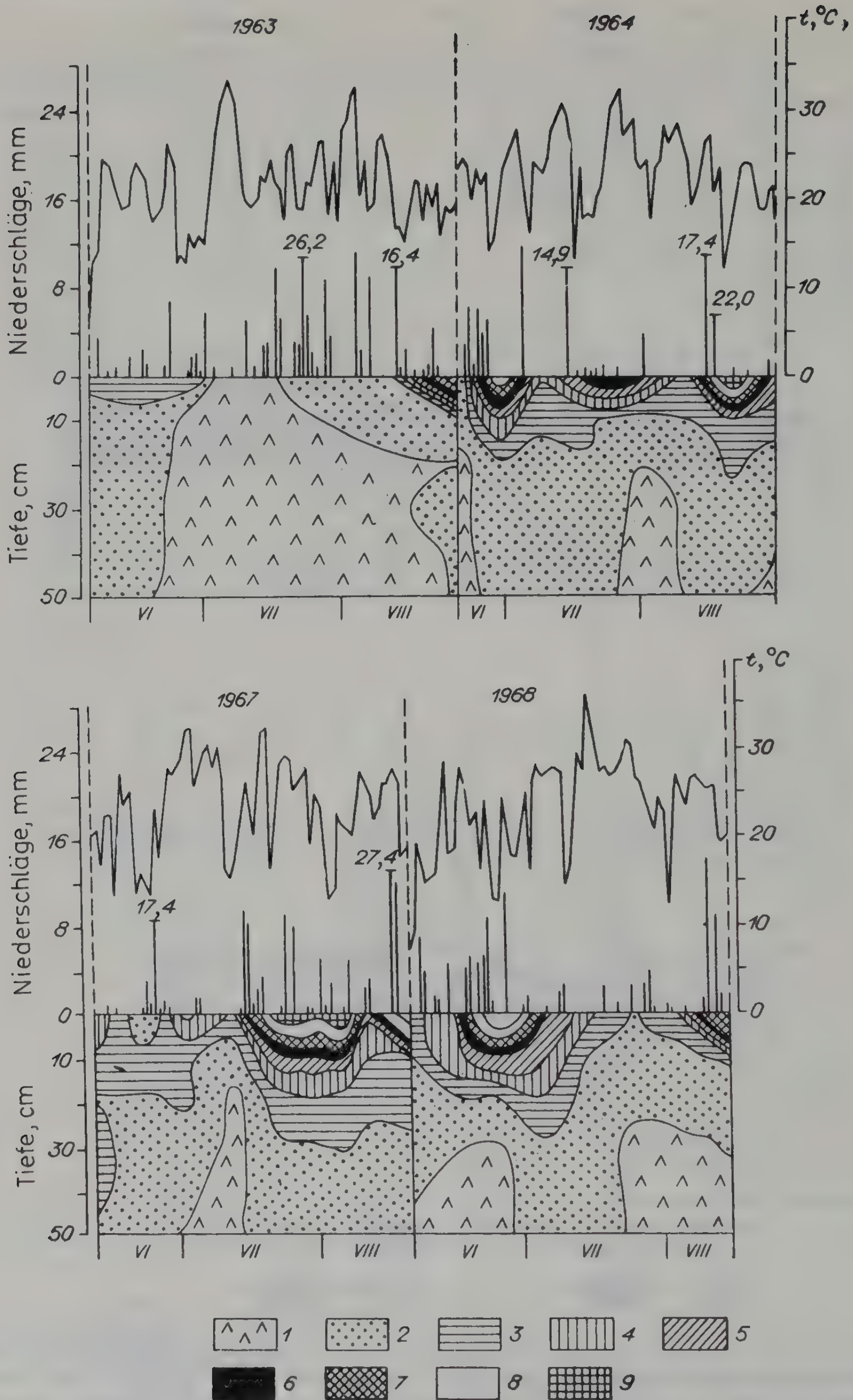


Abb. 2.10.4: Angaben für den Bestand (2) – Kiefernzwergstrauchwald auf armen Sandböden. Signaturen: 1 = 0–3%, 2 = 3–6%, 3 = 6–9%, 4 = 9–12%, 5 = 12–15%, 6 = 15–20%, 7 = 20–30%, 8 = 30–40%, 9 = >40%. Die nicht ausnutzbare Wassermenge liegt bei nicht humosem Sand wohl noch unter 3%.

Ein eigentliches Grundwasser ist in diesem Permafrostgebiet nicht vorhanden.

Die 2 cm dicke Streuschicht ist meistens trokken (Wassergehalt fast immer unter 1,5%). Sehr wichtig ist es, die Ausdehnung des Wurzelsystems zu kennen:

Von den sehr zahlreichen Wurzelprofilen und horizontalen Projektionen zeigt die Abb. 2.10.2 die Pfahlwurzel einer 236 Jahre alten Kiefer des Bestandes (1); horizontal reichen die Wurzeln vom Stamm oft über 10 m hinaus. Obgleich der Wald sehr licht ist, *bilden die Wurzeln der benachbarten Bäume doch ein dichtes Wurzelgeflecht.* In der Nähe des Stammes befinden sich die Seitenwurzeln in 20–25 (bis 30) cm Tiefe, aber weiter entfernt wachsen sie näher zur Bodenoberfläche, vor allem in der Humusschicht (0–10 cm), z. T. in dem Bleichhorizont (10–28 cm).

Der Jahreszuwachs der Wurzelenden in der Nähe der Nachbarbäume war nur 7,9 ± 0,52 cm, sonst 10,8 ± 0,63 cm (Mittel aus je 15 Messungen). Es besteht somit eine bestimmte Wurzelkonkurrenz. Die Wurzeln wachsen in der Richtung des Wasser- und Nährstoffgefälles. Einzelne Wurzeln sind 13–16 m (selbst 48 m) lang. Die vom Wurzelsystem eingenommene Fläche ist 2–3 mal größer als die der Kronenprojektion.

Die Hauptwurzelmasse (in g) befindet sich in den oberen 10–20 cm des Bodens. Mit der Tiefe nimmt die Wurzelmasse sehr rasch ab. Die Wurzelmasse der Kräuter wird mit der Entfernung vom Baumstamm größer. Auf die vielen Abbildungen und Tabellen zu den Wurzelsystemen in der Originalarbeit können wir nicht eingehen.

Die Kiefer ist die ökologisch beherrschende Art. Durch ihre Wurzelkonkurrenz werden die krautigen Arten in ihrer Entwicklung stark gehemmt. Schlägt man die Wurzel der Kiefern an der Stammbasis ab, so nimmt die Deckung der Kräuter stark zu: von 60–65%, nach einem Jahr auf 86%, und danach auf 95–100%. Die Zahl der Triebe pro m^2 erhöhte sich nach 2 Jahren von 332 auf 1033; auch die Zahl der blühenden Sprosse nahm stark zu. Nach 2 Jahren waren 8 neue Arten auf den Flächen ohne Wurzelkonkurrenz hinzugekommen. Blattanalysen ergaben bei den Kräutern nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz einen höheren Gehalt an Stickstoff und Phosphor. Dagegen übt das Abschlagen der Kiefernwurzeln in einer Entfernung von 7–9 m von der Stammbasis nur einen viel geringeren Einfluß auf die Krautvegetation aus.

Von sehr großem Einfluß ist das jährliche Abmähen: *Brachypodium* verliert die Vorherrschaft, während *Iris ruthenica, Trollius asiaticus, Ranunculus polyanthemus* u. a. Wiesen-Arten zunehmen. Nach 5–7 Jahren war *Brachypodium* oft fast verschwunden, dafür breiteten sich unter der lichten Kräuterdecke von *Hieracium umbellatum* die Moose aus. Es besteht somit auch ein starker Antagonismus zwischen den Moosen und den sie beschattenden Kräutern. Durch Stickstoff-Düngung wurde vor allem *Calamagrostis arundinacea* begünstigt und die floristische Zusammensetzung änderte sich von Jahr zu Jahr immer mehr, wenn außerdem gemäht wurde.

Sonst ist der Artenbestand der Krautschicht normalerweise sehr konstant. In den 10 Beobachtungsjahren wurde auf den Probeflächen keine neue Art gefunden, aber die quantitativen Fluktuationen der Arten von Jahr zu Jahr sind sehr bedeutend, auch die Produktion der Krautschicht. Diese war 1970 am größten (218 g · m^{-2}) und 1963 am geringsten (143 g · m^{-2}). Der Anteil der Arten im Gesamtbestand wurde in Tabellen festgehalten. Die Extremwerte in 9 Versuchsjahren waren für die einzelnen Arten folgende:

Brachypodium pinnatum 15–35%, *Calamagrostis arundinacea* 5–23%, *Carex macrura* 2–14%, *Iris ruthenica* 2–9%, *Trollius asiaticus* 3–7%, *Rubus saxatilis* 1–4%, *Geranium sylvaticum* 0,5–1,4%, *Angelica sylvestris* 0,25–1,8%, *Melica nutans* 0,5–6,3%, *Lathyrus pratensis* 0,5–6,2%, *Maianthemum bifolium* 0,03–1,4% usw.

Diese Liste umfaßt die Arten, auf die in den erwähnten Jahren 67–95% des Gesamtbestandes entfielen. Sie ist also ein gutes Beispiel für die Zusammensetzung der Krautschicht.

Die Produktionsuntersuchungen der zwei Kiefernwaldtypen ergaben folgendes (weitere Tabellen im Original):

2.10.5 Phytomasse der Kiefernbestände

Bestand (1), Mittel aus 10 Jahren

Phytomasse		
der Baumschicht	oberirdisch	166 t · ha^{-1}
	unterirdisch	34
der Krautschicht		12
insgesamt		212
der Streuschicht		14

Beim Bestand (2) auf armem Sandboden betrug die oberirdische Phytomasse 76 t · ha^{-1} (davon 4,1% an Nadeln), die gesamte eines 125–130jäh-

Tab. 2.8: Jährlicher Zuwachs und Bestandesabfall in 2 Pineten (nach LASHCHINSKI 1981)

	Bestand (1) Pinetum brachypodiosum		Bestand (2) Pinetum arctostaphylo-vacciniosum	
	Zuwachs	Abfall	Zuwachs	Abfall
Stämme	0,13	0,30	0,19	0,08
Zweige	2,53	0,25	1,90	0,17
Nadeln	2,22	2,22	0,68	0,69
Birkenblätter	0,10	0,10		
Espenblätter	0,06	0,06		
Wurzeln			0,05	0,01
Kiefernwurzeln	0,03	0,01		
Krautwurzeln	3,36	3,40		
Moose			0,00	nicht best.
Flechten			0,00	nicht best.
Hutpilze	0,05	0,05		
Zwergsträucher			0,49	nicht best.
Kräuter	1,45–2,18	1,45–2,18	0,04	0,04
zusammen	9,92–10,70	7,84–8,58	3,36	1,18

rigen Bestandes nur 89 t · ha^{-1}, somit nicht einmal die Hälfte der auf guten Böden.

Wichtiger als die Phytomasse ist die Primärproduktion der beiden Bestände (in t · ha^{-1} · a^{-1}).

Der Bestand (1) ist alt und zeigt nur einen geringen Holzzuwachs bei großem Holzabfall, deswegen ist der Zuwachs kaum größer als der Bestandesabfall, während der Bestand (2) jünger ist, der relative Holzzuwachs aber größer (Tab. 2.8).

Die krautreichen Kiefernwälder sind mit einer Primärproduktion von 10 t · ha^{-1} · a^{-1}in diesem ziemlich extremen Klima als produktiv zu bezeichnen. Von dieser Produktion entfallen 38,5% (in feuchten, wärmeren Jahren bis 42,7%) auf die grünen, photosynthetisch aktiven Teile (einschließlich 14,6–20% der Kräuter).

Die Primärproduktion des Bestandes (2) auf armen Sanden ist dagegen erheblich geringer, sie ist sogar niedriger als die der krautreichen südlichen Taiga, aber doch höher als die der Kiefernwälder in Yakutien, im extremsten kontinentalen Gebiet. Die Nadeleinheit produziert bei Bestand (1) 1,703 Gewichtsteile an Trockenmasse, bei Bestand (2) nur 1,025, weil die Nährstoff- und Ernährungsverhältnisse bei letzteren schlechter sind. Der Zweigabfall wurde nicht vollständig erfaßt, weil viele tote Zweige auf den Bäumen liegen bleiben und nur periodisch (wohl nach starken Stürmen) herunterfallen. Die Nadelstreuschicht wird bei (1) in 2 Jahren zersetzt, bei (2) erst in 5 Jahren, weil die Beimischung der Kräuterstreu bei (1) sich günstig auswirkt.

Der Kreislauf von K, N und P ist bei (1) etwa 4,5 mal rascher als bei (2). Die quantitativen Ergebnisse sind in der Originalarbeit in nicht weniger als 80 Tabellen angeführt, auf deren Wiedergabe, auch auszugsweise, wir verzichten müssen.

2.10.6 Die natürliche Verjüngung der Kiefernwälder

Die Keimlinge der Kiefer sind im Bestand (1) der Konkurrenz der Kräuter ausgesetzt. Die Zahl der Jungpflanzen ist auf Flächen, von denen man die Kräuter mit dem Wurzelfilz entfernt hat, immer größer. Auch längere Beweidung, die die Krautschicht schwächt, fördert die Zahl der Baumsämlinge. Auf einer solchen Fläche wurden 48 000 Jungpflanzen der Kiefer pro Hektar gefunden, wobei die Hälfte 10–17 Jahre alt war. Allelopathische Einwirkungen von Kräutern auf die Kiefernsämlinge wurden nicht beobachtet. Die Streu der Kräuter stimuliert das Wachstum der Keimlinge, während die Kiefernstreu sich ungünstig auswirkt. Die Ursache dafür ist, daß die Krautstreu sich rasch zersetzt und mineralischen Stickstoff den Keimlingen zur Verfügung stellt, während die Kiefernstreu nur sehr langsam abgebaut wird, so daß nur wenige Nährstoffe frei werden.

Die Dicke der Streuschicht hat bis zu einer

Mächtigkeit von 2–2,5 cm nur einen geringen Einfluß, aber bei größerer Auflage nimmt die Zahl der Kiefern-Keimpflanzen rasch ab. Die Entfernung der Streuschicht verschlechtert die Ernährungsverhältnisse der Keimlinge, denn die Streuschicht bildet die Ernährungsgrundlage der Keimlinge, jedoch nur, wenn sie rasch mineralisiert wird.

Dagegen wird das Wachstum der Moosdecke durch die Entfernung der Streuschicht stets begünstigt. Die Moose erhalten ihre Nahrung durch das von den Bäumen abtropfende Wasser. Die Zahl der Kiefernkeimlinge schwankt von Jahr zu Jahr sehr stark in direkter Abhängigkeit von der Witterung, aber auch als Folge der von der Witterung abhängigen Unterdrückung durch Kräuter. Wenn letztere üppig wachsen, erhalten die Kiefernkeimpflanzen wenig Licht. Die beste Entwicklung der jungen Kiefernpflanzen beobachtet man dort, wo die Deckung der Kräuter 45–60% beträgt und die Keimlinge etwa 63–71% des Tageslichts erhalten.

Bei dem Bestand (2) auf armen Sandböden ist die Zahl der Sämlinge sehr hoch (48 000 bis 140 000 pro ha). Am günstigsten sind die Stellen, die nicht von den Baumkronen beschattet werden. Unter den Bäumen findet man nur junge Keimlinge, die bald absterben.

Die krautreichen Kiefernwälder können als Weideflächen genutzt werden oder alternierend für Mahd und Beweidung, um giftige Arten zu entfernen. Düngung mit N und $CaCO_3$ wirkt sich stets günstig aus. Die anderen Kiefernwaldtypen dienen der Holzgewinnung, am besten durch gezielte Auslichtung, aber auch zur Harzgewinnung.

Teil 3: Subzonobiom VIIa der ariden Halbwüste in der Kaspischen Niederung

3.0 Allgemeines

Die Halbwüsten bilden den Übergang von den Steppen zu den Wüsten und sind somit ein Subzono-Ökoton von dem Subzonobiom VII zu dem Subzonobiom VII (rIII). Wir bezeichnen die Halbwüsten mit VIIa, d. h. sie sind arider (a) als die Steppen (VII).

Die Übergangszone der Halbwüsten erstreckt sich als ein schmaler oder breiterer Streifen zwischen den Steppen im Norden und den Wüsten im Süden von der Volga durch ganz Nordasien. Doch wird der zonale Verlauf in Asien durch verschiedene Gebirge gestört. Alle Übergänge von einem Subzonobiom zum anderen sind gleitend.

Von allen Halbwüsten und Wüsten der gemäßigten Zonen mit kalten Wintern entfallen 84% mit fast 5 Millionen km² auf den euroasiatischen Teil, nur 13% auf die nordamerikanischen Gebiete im Great-Basin-Bereich und kaum 3% auf Südamerika (östliches Patagonien).



Abb. 3.0.1: Übersicht über die Kaspische Niederung mit den 8 Meteorologischen Stationen (Abb. 3.1.1).

Die russische Literatur über die Halbwüsten und Wüsten ist sehr umfangreich. Doch gibt es bereits eine Übersicht dieser Gebiete in deutscher Sprache (Walter 1974) und eine ausführlichere, die E. Box ins Englische übersetzt hat (Walter and Box 1983, in «Ecosystems of the World», vol. 5, S. 3–269, mit 181 Abb. und 89 Tab.), dazu der Beitrag von Breckle 1983 (in demselben Werk, S. 271–319, mit 57 Abb. und 12 Tab.) über Afghanistan und Iran.

Deshalb können wir hier die Darstellung in etwas kürzerer Form wiedergeben mit Hinweisen auf die oben genannten Werke.

In diesem Teil 3 behandeln wir nur das einzige Halbwüstengebiet in Europa – die Kaspische Niederung, die im Norden den Kaspischen See umgibt, dessen Spiegel im Jahre 1929 bei −26 m (unter Normal-Null) des Meeresspiegels lag, heute jedoch bereits bei etwa −30 m NN.

Die Niederung erstreckt sich von der Terek-Mündung nach Norden am Fuße der Yergeni-Hügel zum Volgaknie bei Volgograd, dann die Volga aufwärts bis zum Plateau des Obshchy Syrt, weiter am Fuß desselben nach Osten zu den Ausläufern des Uralgebirges und von dort nach Süden zur Mangyshlak-Halbinsel, die heute keine mehr ist (Abb. 3.0.1).

Die ganze Niederung war zum letzten Mal vor etwa 10000 Jahren mit Brackwasser überschwemmt, als der Kaspi-Wasserspiegel 78 m höher lag als heute. Der Salzgehalt im Kaspi schwankt stark und ist von Ort zu Ort unterschiedlich mit zunehmender Tendenz. Vor kurzem betrug er im östlichen Teil 0,6–1,3%, zwischen den Deltas vom Terek und der Kuma etwa 0,2% und vor dem Volga-Ural-Delta nur etwa 0,057%. Die nördliche Uferlinie verschiebt sich immer mehr nach Süden, so daß der ganze nördliche, sehr seichte Teil, der den Laichgrund für die den Kaviar liefernden Störe bildet, auszutrocknen droht, als Folge der großen wasserverdunstenden Volga-Stauseen. Denn diese und die bewässerten landwirtschaftlich genutzten Flächen verdunsten so viel Wasser, daß immer weniger in den Kaspi-See fließt. 1869 betrug dessen Wasserfläche noch 420000 km², aber der-

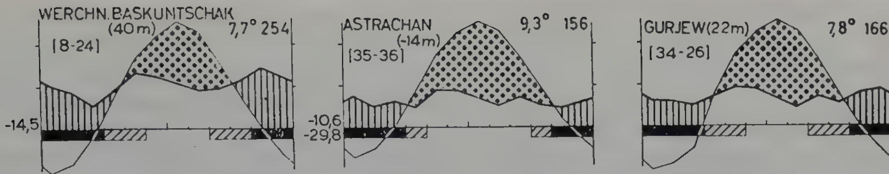


Abb. 3.1.1: Klimadiagramme von Stationen in der Kaspischen Niederung. Verkhni Baskunchak: in der Halbwüste, die anderen in der Wüste (N < 200 mm · a^{-1}). Lage der Stationen s. Abb. 3.0.1.

zeit ist sie bereits auf weniger als 370 000 km^2 geschrumpft.

3.1 Das Klima

Das ganze Gebiet der Kaspischen Niederung zeichnet sich durch ein arides Klima aus mit sehr kalten Wintern (absolutes Minimum − 30 bis − 40 °C). Die Aridität nimmt von Nord nach Süden zu, der Niederschlag in derselben Richtung dementsprechend von 300 mm bis auf 150 mm · a^{-1} ab (Abb. 3.1.1).

Der südliche Teil kann schon als Wüste bezeichnet werden.

3.2 Die Böden

Die Mutterböden sind in der nördlichen Hälfte schwere Lehme, in der südlichen Hälfte leichte Sande, die von den Flüssen Volga und Ural abgelagert wurden. Die Sande dieser Flüsse unterscheiden sich mineralogisch. Die Volga, der größte Fluß Europas (Länge 3700 km, Einzugsgebiet 1,38 Mill. km^2) lagert Sande vom Mittelrussischen Plateau ab, der Ural solche vom Uralgebirge, die viel mehr Hornblende-Körner enthalten.

Die Bodentypen und somit auch die Vegetation des nördlichen mehr tonigen Teiles und des südlichen sandigen unterscheiden sich sehr stark, edaphisch und klimatisch, so daß es zweckmäßig ist, zwei Biome zu unterscheiden:

1) ein nördliches der Halbwüste und 2) ein südliches, bereits wüstenhaftes, das zum größten Teil unter dem Meeresspiegel liegt (Abb. 3.2.1)

Das nördliche Biom der Kaspischen Niederung ist absolut eben bis auf ein kaum merkliches Mikrorelief. Deswegen steht das Grundwasser hoch und es bilden sich abflußlose Salzseen. Von diesen sind die großen Seen Elton und Baskunchak (östlich der Volga), sowie Inder (östlich vom Ural-Unterlauf) von dicken Steinsalzablagerungen umgeben. Beim Elton-See sind sie 9 m dick mit einer Gesamtsalzmenge von etwa 10^9 Tonnen, die vom Baskunchak werden abgebaut und versorgen ganz Osteuropa mit Kochsalz. Diese Salze stammen aus dem Untergrund (Perm-Formation) und werden durch Quellen an die Oberfläche gebracht oder von Salzdomen, die im Gebiet der Bogdo-Hügel emporgehoben wurden. Ein solcher, 60 m hoher Salzdom liegt direkt neben dem Inder-See.

In den kleineren, schlammigen Salzseen, als «Limane» bezeichnet, reichern sich aus dem Einzugsgebiet die Salzreste des früheren Kaspi-Meeresbodens an. Den Samara-Seen werden sie durch den Großen und den Kleinen Uzen-

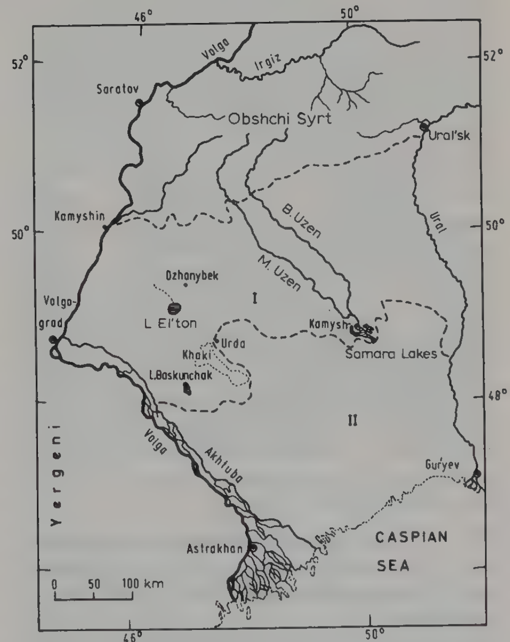


Abb. 3.2.1: Untergliederung der Kaspischen Niederung in 2 Biome:
I nördliche Halbwüste, II südliche Wüste, Salzseen: Elton und Baskunchak, sowie Samara-Seen.

Fluß vom Obshchi Syrt (100–200 m NN) zugeführt, der aus permischen und jurassischen, leicht salzhaltigen Meeressedimenten besteht (Abb. 3.2.1)

Die ebene Niederung setzt sich aus einem Mosaik von kaum erhöhten Flächen und kaum eingesenkten 5–30 cm tiefen Depressionen (mit Durchmessern von 5–40 m) zusammen, um die sich eine Bodencatena und somit auch Vegetations-Zonation bildet. Die schweren tonigen Ablagerungen der letzten Kevalyn-Transgression des Kaspi-Meeres, die den Mutterboden bilden, enthalten 0,1–0,2% an leicht löslichen Salzen und 4,5% an $CaCO_3$. Die Schneedecke im Winter ist selten über 10 cm dick; im Frühjahr beim Tauen fließt das Wasser in die Depressionen, füllt diese aus und versickert sehr langsam in den Boden. Im Sommer ist die Evaporation sehr stark bei einer Luftfeuchtigkeit, die täglich unter 30% sinkt, und die Bodenfeuchtigkeit verdunstet von den etwas höheren Teilen des Mikroreliefs, auf denen infolgedessen eine leichte Salzanreicherung stattfindet. Diese Wasserbewegung und damit auch Verlagerung der Salze führt dazu, daß sich im Mosaikkomplex 3 verschiedene Biogeozöne ausbilden.

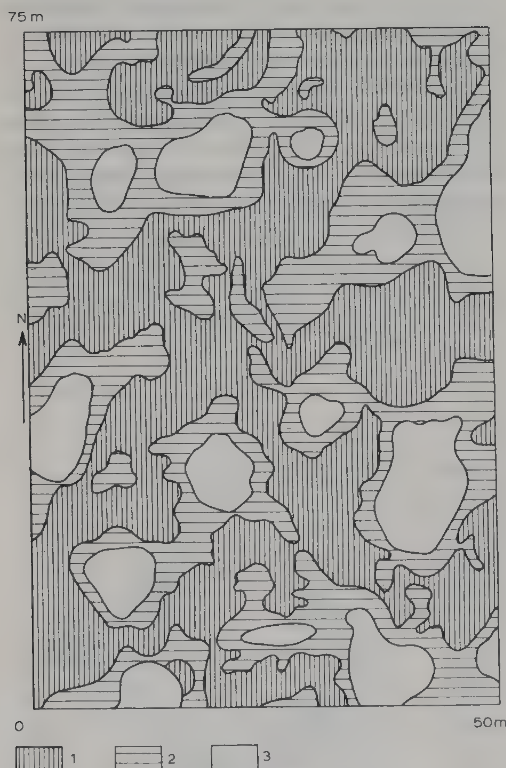


Abb. 3.3.1: Horizontale Projektion des Mikromosaiks der Pflanzendecke in der nördlichen Kaspischen Halbwüste (nach Olovyannikova, aus Walter und Box 1983).
1 Wüstenbiogeozön mit *Artemisia pauciflora* und *Kochia prostrata* auf den leichten Erhebungen, 2 Halbwüstenbiogeozön mit *Tanacetum achilleifolium* an den Mikrohängen auf Kastanozemen und 3 Steppenbiogeozön in Mikrosenken auf Chernozem.

3.3 Die Produzenten

Die Vegetation der nördlichen Halbwüste

Die komplizierten Biogeozönkomplexe in diesem Gebiet wurden 1950–1970 an der Versuchsstation Dzhanybek (30 km nördlich vom Elton-See) eingehend untersucht (Gordeyeva and Larin 1965, Rode 1974).

Ein typisches Mikromosaik auf einer 3750 m^2-Fläche ist auf Abb. 3.3.1 zu sehen. Die weite Vegetationsfläche zeigt Abb. 3.3.2.

Auf die leichten Senken entfallen 25% der Gesamtfläche. In ihnen sammelt sich im Winter mehr Schnee an, im Frühjahr wird der Boden tief durchfeuchtet. Es bildet sich ein Chernosem-artiges Bodenprofil aus, dem leicht lösliche Salze fehlen, aber dessen Humusschicht mit Ca abgesättigt ist.

Auf diesem Boden entwickelt sich eine typische krautarme Grassteppen-Vegetation mit: *Festuca sulcata, Stipa lessingiana, St. capillata, Koeleria cristata, Agropyron pectiniforme* und den Kräutern *Medicago romanica, Galium ruthenicum, Galatella villosa, Phlomis pungens* u. a. Die Bodendeckung ist 75–90%, die Höhe der Pflanzen 27–37 cm, die Artenzahl 27–47 und die Jahresproduktion 2870 (1370–4940) $kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$.

Die Wurzeln reichen 2 m (bei *Medicago* und *Galium* 3–3,5 m) tief in den Boden. Die oberen 2 m des Bodens trocknen im Sommer bis zum Welkepunkt aus. Die Evaporation erreicht 421 mm pro Jahr.

Je größer die Depressionen sind, desto besser entwickelt sich die Steppenvegetation, in Erosionsschluchten findet man sogar Schlehengebüsche.

Auf die leichten Erhebungen entfallen 50–60% der Fläche. Auf ihnen werden die Böden im Frühjahr nur bis zu einer Tiefe von 20–30 cm gut durchfeuchtet und die leicht löslichen Salze werden nicht ausgewaschen. Das Bodenprofil zeigt die Merkmale eines Solonetz mit einem



Abb. 3.3.2: Blick über die weite Halbwüste mit dem Mikro-Mosaik (Foto B. KELLER). Im Vordergrund Wüstenkomplex mit *Camphorosma* und *Kochia,* dahinter hebt sich am leichten Hang *Artemisia incana* heller hervor (Halbwüstenkomplex), die leichten Senken erscheinen als dunkle Flecken.

5–10 cm ausgelaugten hellen Horizont, unter dem der für diese Böden typische dichte dunkle B-Horizont liegt.

Na_2SO_4 erreicht die höchste Konzentration (2–3%) in 30 cm Tiefe und in 120–150 cm treten Gipsausscheidungen auf. Die Vegetation entspricht der von Wüsten: Die Bodendeckung erreicht nur 20–45% und die Höhe der Vegetation 15–20 cm. Die Artenzahl ist 26, aber auf den einzelnen Flächen findet man nur 7–14 Arten. Typisch sind für die Wüsten die Frühlingsephemeren oder -ephemeroide. Zu den letzteren gehören *Tulipa biflora, T. schrenkii, Ornithogalum fischerianum,* und die Umbelliferen *Ferula nuda* und *F. caspia,* zu den annuellen Ephemeren vor allem *Lepidium perfoliatum, Alyssum desertorum* und *Ceratocephalus falcatus* (Ranunculaceae); besonders typisch ist *Poa bulbosa* var. *vivipara,* die statt Früchten Knöllchen bildet. Ausdauernde Arten sind die Halophyten *Artemisia pauciflora* und die Chenopodiaceae *Kochia prostrata* und *Camphorosma monspeliacum. Salsola laricina* ist einjährig, hält aber bis zum Herbst aus (Abb. 3.3.3).

Die Wurzeln der *Artemisia pauciflora* reichen nur 20–30 cm tief, während die Pfahlwurzeln von *Kochia* und *Salsola* bis 3 m tief wachsen, bis in die tiefen Bodenhorizonte, die etwas Feuchtigkeit aus der Tiefe erhalten, während die oberen Bodenschichten im Sommer ganz austrocknen (Abb. 3.3.4) Die mittlere Jahresproduktion beträgt 890 (390–1550) $kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$.

Der eigentlichen zonalen Vegetation entspricht die der leicht geneigten Hänge. Diese erhalten eine gewisse Zufuhr durch das von den höheren Teilen abfließende Wasser, aber zugleich erfolgt ein Abfluß in die Senken, so daß die Bodenbefeuchtung dem Klima entspricht. Die Steppenvegetation in den Senken ist eine extrazonale auf für das Klima zu feuchten Biotopen, die der Erhebungen eine extrazonale der zu trockenen Biotope.

Auf den Hängen (mittlerer Bereich der Catena) wird der Boden bis 120 cm tief durchfeuchtet. Der obere Horizont enthält nur 3% Humus, Gipsausscheidungen treten in einer Tiefe von unter 120 cm auf. Der Bodentypus entspricht somit einer hellen Kastanienerde (Kastano-

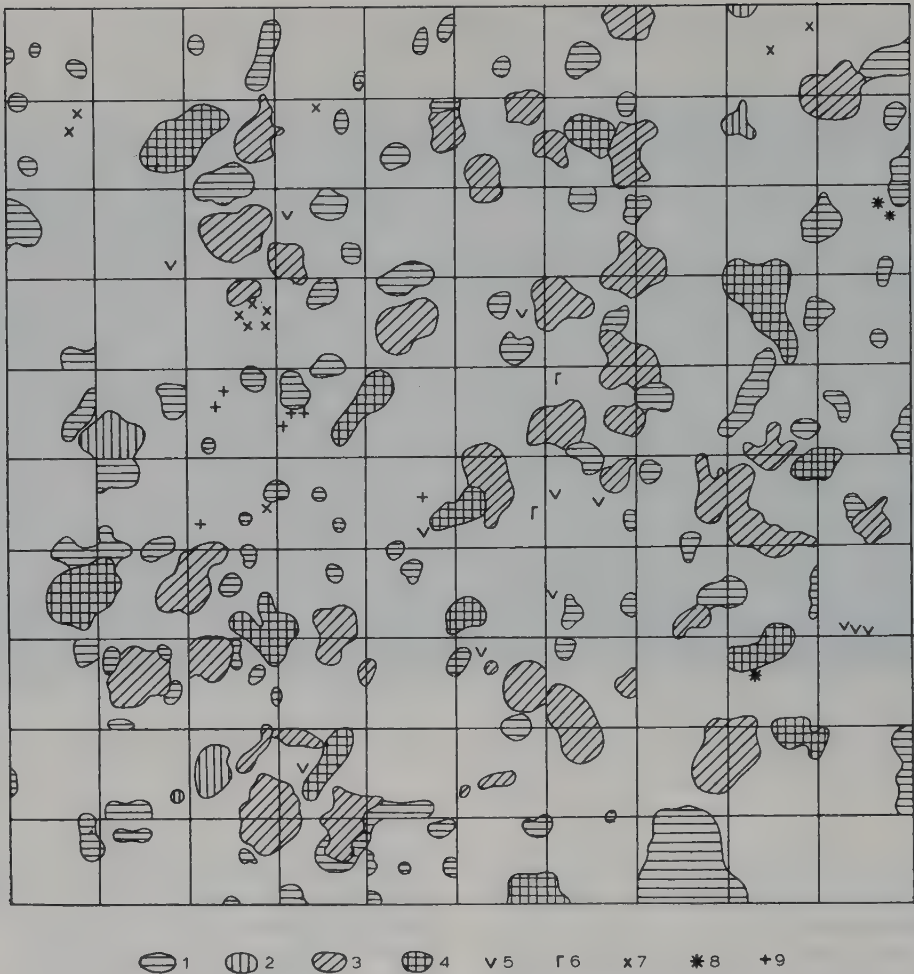


Abb. 3.3.3: Horizontale Projektion des Wüsten-Biogeozöns mit geringer Deckung (Fläche 1 m^2): 1 *Poa bulbosa,* 2 *Agropyron desertorum,* 3 *Artemisia pauciflora,* 4 *Kochia prostrata* und die Ephemeren 5 *Lepidium perfoliatum,* 6 *Leymus ramosus,* 7 *Echinopsilon sedoides,* 8 *Ceratocarpus arenarius,* 9 *Ceratocephalus orthoceras* (nach Gordeyeva und Larin, aus Walter und Box 1983).

zem). Wie die Vegetation aussieht, zeigt Abb. 3.3.5.

Von den Pflanzenarten dominieren *Tanacetum (Pyrethrum) achilleifolium* und *Agropyron desertorum* mit viel *Poa bulbosa* var. *vivipara;* dazu kommen *Festuca sulcata, Artemisia incana,* bzw. *A. austriaca* und dieselben Ephemeroiden sowie Ephemeren wie auf den Erhebungen; die Steppenelemente fehlen völlig.

Der erste, der diese Mosaikstruktur beschrieb und sie als typisch für diese Halbwüste erkannte, war B. Keller. Er hat die Ergebnisse in deutscher Sprache kurz zusammengefaßt (1925/26, 1927, 1928, 1930) und dann noch in einem Sammelwerk (1936, zit. in „Rastitelnost") ausführlicher behandelt. Er machte auch auf die Niederen Pflanzen aufmerksam, die zwischen den Blütenpflanzen bei deren geringer Deckung die nackten Flächen ausfüllen, aber als poikilohydre Arten nur auffallen, wenn sie und die Bodenoberfläche gut durchfeuchtet sind. Es handelt sich um Cyanophyceen *(Microcoleus vaginatus, Scytonema ocellatum, Stratonostoc commune),* Flechten (*Collema* sp., *Parmelia vagans* und an-

dere Wanderflechten; Abb. 3.3.6) sowie um Moose (*Bryum argenteum, B. caespitosum, Pterygoneurum subsesseli,* die *Riccia*-Lebermoose sowie *Tortula desertorum,* die die trockensten Biotope meidet.)

Von den Pedobiomen sind in diesem Gebiet besonders bemerkenswert die Seen (Limane). Je nachdem, ob sie einen Abfluß haben oder nicht, enthalten sie Süßwasser oder in verschiedenem Grade brackiges bis extrem salziges Wasser. Entsprechend besteht die Vegetation aus einer Süßwasser-Sumpfflora, aus einer Brackwasser-Flora oder aus einer Eu-Halophytenflora, wobei zwischen nassen Solonchak-Böden und trockenen Solonetzböden zu unterscheiden ist.

Die Pionierart am Ufer der salzigsten Seen ist *Halocnemum strobilaceum,* die dichte Polster bildet und die einjährige Art *Salicornia herbacea (europaea). Atriplex canum* bedeckt um den Baskunchak-See ebenfalls weite Flächen, während *Anabasis salsa* auf steinigem Burosem (Wüsten-Braunerde) wächst. Bolshakov und Rode (1972) haben die Phytomasse der oben beschriebenen Vegetations-Catena bestimmt (I Erhebungen, II Hänge, III Senken). Sie beträgt in t · ha^{-1}:

	oberirdisch	unterirdisch	gesamt
I	0,9 (0,5–1,9)	7,8	8,7
II	1,3 (0,6–2,3)	10,9	12,2
III	2,8 (1,8–4,4)	17,5	20,3

Man hat auch Versuche mit Getreideanbau auf solchen Mosaik-Komplexen durchgeführt. Die Erträge auf den entsprechenden Mikrobiotopen waren in den Jahren 1956–58 in t · ha^{-1} (Mittel- sowie Extremwerte in Klammern) folgende:

	Trockengewicht	Körnerertrag
I	2,74 (2,26–3,05)	0,83 (0,71–0,95)
II	3,43 (1,85–4,41)	1,36 (0,79–2,16)
III	5,33 (3,10–7,53)	2,04 (1,16–2,87)

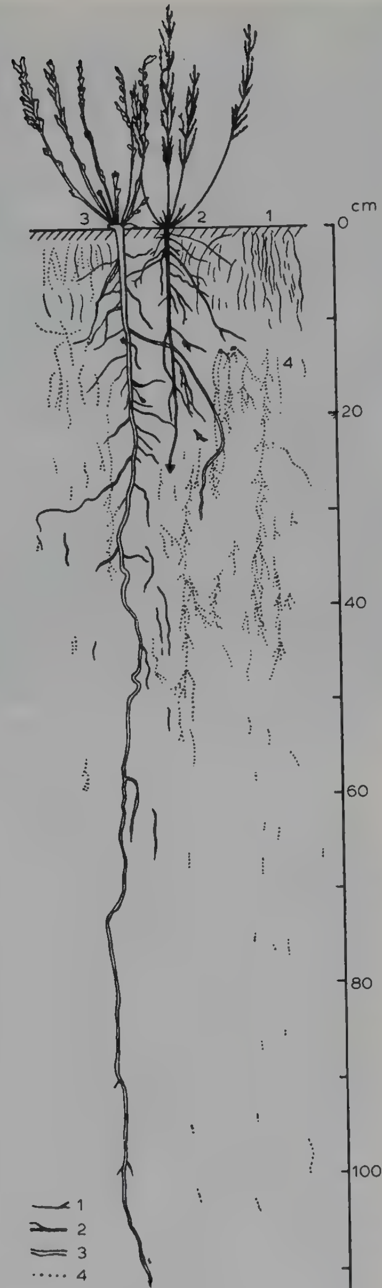


Abb. 3.3.4: Wurzelsystem von Arten des Wüstenbiogeozöns (nach Gordeyeva und Larin, aus Walter und Box 1983).
1 sehr flaches Wurzelsystem von *Poa bulbosa,* 2 tieferes Wurzelsystem von *Artemisia pauciflora,* 3 sehr tiefes von *Kochia prostrata* mit Pfahlwurzel, 4 ebenfalls tiefes des Grases *Leymus ramosus.*

Die Vegetationsverhältnisse in der südlichen Wüste

Das Klima in diesem Gebiet, das unter dem normalen Meeresspiegel liegt, ist trocken, wüstenhaft, als zonalen Bodentyp muß man Burozeme (aride Braunerde) betrachten, der größte Teil des Gebietes ist jedoch von Sand bedeckt, so daß es sich vorwiegend um Psammobiome



Abb. 3.3.5: Halbwüstenvegetation mit *Festuca sulcata, Artemisia incana*, bzw. *A. austriaca* und *Tanacetum achilleaefolium* (Foto B. KELLER, aus WALTER und BOX 1983).

handelt, die im ariden Klima für das Pflanzenwachstum relativ günstige Biotope sind.

Im Frühjahr entwickeln sich viele Ephemeren. Von den ausdauernden Arten dominiert *Artemisia lercheana*, dazu kommen Grasarten, wie *Agropyron sibiricum, A. ramosum, A. cristatum, Festuca sulcata* ssp. *beckeri* und *Koeleria glauca*. Das Ausgangsmaterial für die Sande waren die posttertiären Ablagerungen des Meeres, die alluvialen Ablagerungen der Flüsse und z. T. im westlichen Teil die Verwitterungsprodukte der Sandsteine der Yergeni – Hügel. Unter den Sanden sind schwere Tone, so daß der Grundwasserspiegel relativ hoch liegt.

Durch den Wind wurden die Sande verlagert und die Korngrößen von 0,25–0,05 mm angereichert. Über 90% der Oberflächensande bestehen aus diesen Korngrößen und sind Quarzkörner (SiO_2).

Das Relief wechselt: Neben ebenen Sandflächen («Ashiki») gibt es solche mit einem leicht hügeligen Relief (2–3 m hoch) oder mit bis zu 15 m hohen Dünen sowie Tälern dazwischen und schließlich mit Wanderdünen (Barkhanen), deren Luvhang 13–15° Neigung aufweist, der steile Leehang dagegen 30–33°. Ursprünglich waren die Sande wohl alle durch Pflanzenbewuchs befestigt. Noch 1840 wurden auf den Karten nur wenige Dünengebiete vermerkt, aber 1864 waren es schon sehr große Flächen als Folge der zunehmenden Besiedlung, die eine zu starke Beweidung und Beackerung nach sich zog.

Die einzelnen Etappen der Dünenbildung und deren natürliche Befestigung hat DUBYANSKI (1911) genauer untersucht. Die ursprünglichen Bodenverhältnisse sind meist folgende: Unter einer 15 cm dicken lockeren Sandschicht, die jedoch oberflächlich verkrustet ist, folgt eine 20–25 cm dicke festere gelb-braune Sandschicht und darunter eine weitere, durch $CaCO_3$ fest zementierte. Die Dünenbildung vollzieht sich folgendermaßen:

Durch den Viehtritt wird die oberste Kruste aufgebrochen, der Wind bläst die Staubteilchen weg und setzt die Sandkörner in Bewegung, die sich um Büsche oder Unebenheiten des Reliefs zu Haufen ansammeln. Die Wurzelsysteme der ursprünglichen Vegetation (*Artemisia lercheana*)

und der Gräser werden ausgeblasen, die Pflanzen sterben ab. Auf den neuen Sandhaufen siedeln sich andere Arten (*Artemisia scoparia, Salsola* spp., *Ceratocarpus, Corispermum, Alhagi*) an und bilden Primärdünen. Wenn die Beweidung eingestellt wird, können die Sandflächen in 4–5 Jahren zuwachsen und zur Ruhe kommen.

Nächstes Stadium (Sofern die Beweidung fortgesetzt wird)

Die Deflationsfläche, von der Sand abgeblasen wird, vergrößert sich. Wirbelwinde greifen die nächste Sandschicht an. Es bildet sich eine Landschaft, die aus ausgeblasenen Senken und sich fortbewegenden Dünen besteht. In den er-

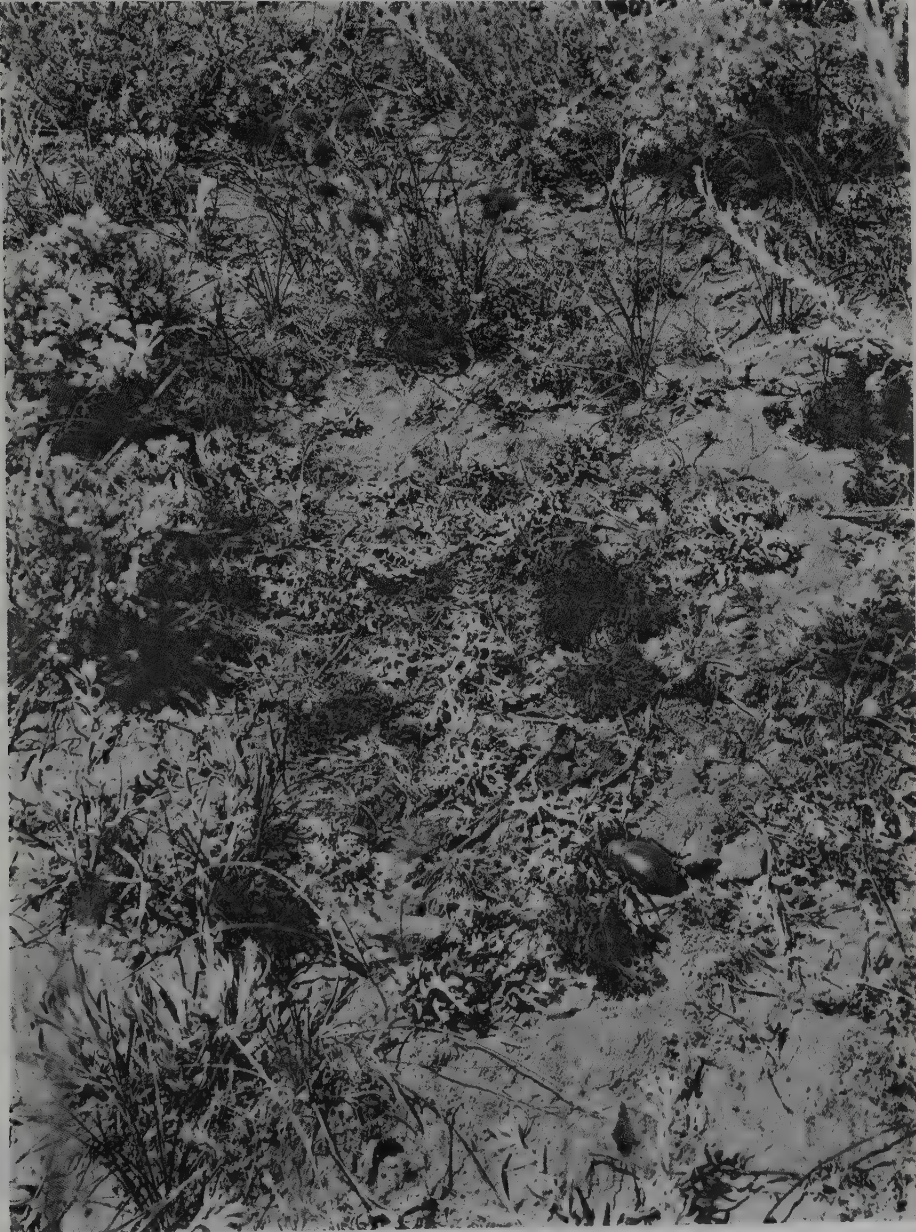


Abb. 3.3.6: Wanderflechten zwischen *Festuca sulcata* und *Artemisia* des Halbwüstenbiogeozöns: *Parmelia vagans* (hell) und *Parmelia ryssolea* (dunkel) in der Umgebung des Eltonsees (Foto B. KELLER, aus WALTER 1976).

sten halten sich Sandarten, die dem Ausblasen widerstehen, auf den Dünen solche, die teilweise Zuschüttung vertragen.

Endstadium

Wenn der Wind zu große Sandmassen in Bewegung setzt, bilden sich vegetationslose Wanderdünen. Aber die Nachlieferung von Sand hört auf, sobald die festzementierte Sandschicht freigelegt ist. Die sich fortbewegenden Dünen werden mit der Zeit niedriger, unbeweglicher, so daß Pflanzen Fuß fassen können:

Die erste Pionierart ist das Dünengras *Leymus (Elymus) racemosus,* aber auch die Chenopodiacee *Agriophyllum arenarium.* Auf diese folgen *Salsola ruthenica, S. kali* und *Corispermum aralocaspicum.* Sie alle haben ein weites Wurzelsystem (5–7 m horizontal und 1 m tief), das den Sand bindet und folgenden Arten die Ansiedlung ermöglicht (Arten der Gattungen *Heliotropium, Tournefortia, Chondrilla, Linaria, Melilotus, Aristida pennata* und *Artemisia scoparia*). Andere Arten wachsen in den etwas feuchteren Dünentälern. Der Bewuchs bedingt eine Verdichtung des Sandes, zu dem sich organische Reste beimischen. Durch die Transpiration der Pflanzen nimmt der Wassergehalt des Bodens ab und die Pionierarten werden durch andere verdrängt, vor allem durch *Artemisia arenaria, Agropyron sibiricum, Ephedra, Bromus tectorum* und *Poa bulbosa.* Die Sandoberfläche wird von *Tortula desertorum* bedeckt. Allmählich wird das Relief ausgeglichener, es verbleiben nur ½ m hohe Hügel und der Boden verkrustet.

Wenn die Sandbewegung über nassen, brackigen Untergrund erfolgt, dann sind es Halophyten, die den Bewuchs ermöglichen (*Tamarix, Nitraria schoberi, Halocnemum strobilaceum* und andere halosukkulente Chenopodiaceen).

Vegetationslose Dünen sind selbst in ariden Gebieten Wasserspeicher (vgl. Bd. 2, p. 391).

Denn nach einem Regen sinkt das Wasser im Sandboden tief ab und bleibt als Haftwasser, vor Verdunstung geschützt, gespeichert. Nach jedem weiteren Regen kommt eine weitere Wassermenge hinzu, der Sand wird immer tiefer durchfeuchtet, bis im Untergrund eine wasserundurchlässige Tonschicht erreicht wird und sich über dieser Grundwasser ansammelt (Abb. 3.3.7). Dieses fließt seitlich ab und kann am Fuß der Dünen als Süßwasserquelle hervortreten. Um solche Quellen wachsen die Ölweide (*Elaeagnus angustifolius*), *Salix caspica, S. rosmarinifolia,* die Silberpappel *(Populus alba),* seltener die Erle *(Alnus glutinosa)* zusammen mit Sträuchern und Kräutern im Unterwuchs. Fließt die Quelle in einen abflußlosen See, so wird dieser durch die Verdunstung des Wassers zu einem Salzsee, um den herum extreme Halophyten wachsen.

Eine sehr interessante Süß- und Salzwasserverteilung wurde unter den Dünen zwischen dem Ostufer des Kaspimeeres und der großen Bucht Kara-Bogaz gefunden, die durch einen schmalen natürlichen Kanal mit dem Kaspi verbunden ist. Infolge der starken Verdunstung liegt der Wasserspiegel in der Bucht um fast 0,5 m tiefer, so daß ständig Wasser aus dem Kaspi in den Kara-Bogaz fließt. Infolgedessen ist die Salzkonzentration in der Bucht sehr hoch (Spezifisches Gewicht des Wassers im Kaspi 1.012, in der Bucht 1.160!). Getrennt wird die Bucht vom Kaspi durch ein fast vegetationsloses Dünengebiet. Darunter sammelt sich Süßwasser

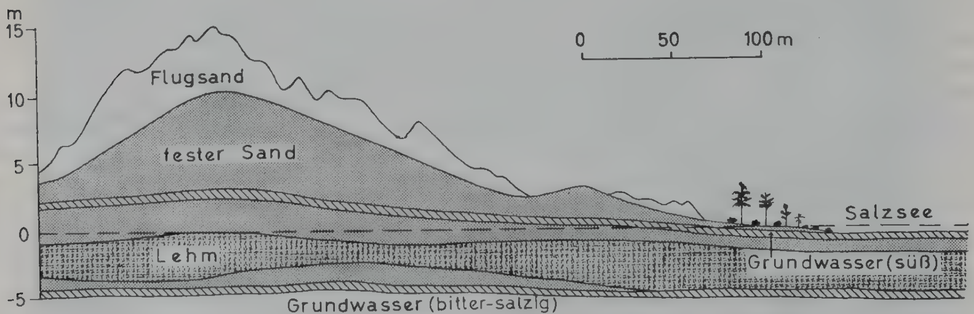


Abb. 3.3.7: Grundwasserverhältnisse im Dünengebiet der südlichen Kaspischen Niederung (nach YAKUBOV, aus WALTER 1968). Grundwasser schraffiert. Oberes salzfreies Grundwasser sammelt sich unter einem Barkhan über einer undurchlässigen Schicht im festen Sand. Unter der Lehmschicht ist salziges Grundwasser. Die Vegetation findet man dort, wo das Süßwasser in den oft austrocknenden Salzsee austritt.

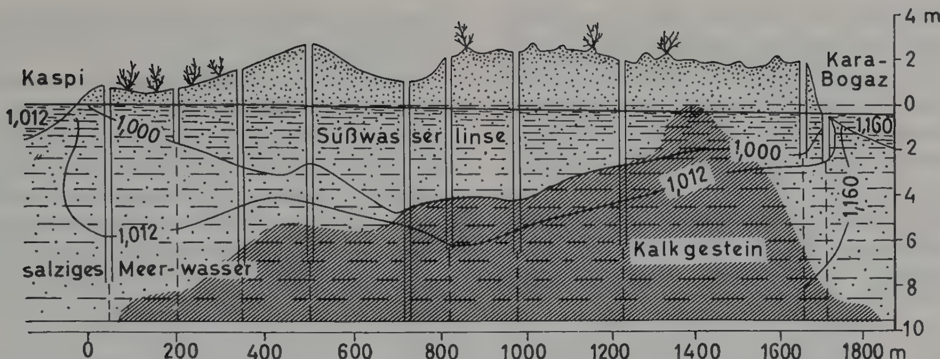


Abb. 3.3.8: Grundwasserverhältnisse zwischen dem Kaspischen Meer und der Bucht Kara-Bogaz. Unter dem Sandgebiet sammelt sich Süßwasser, das als Linse auf dem Salzwasser schwimmt. Die Zahlen geben das spezifische Gewicht des erbohrten Grundwassers an; dieses ist am höchsten in der Bucht (1,160), deren Wasserspiegel infolge der starken Verdunstung tiefer steht als im Kaspischen Meer, so daß ständig Wasser in die Bucht fließt (aus Walter 1968).

als Linse über dem mit Salzwasser aus dem Kaspi und aus der Bucht durchtränktem Sand (Abb. 3.3.8). Durch das Absinken des Kaspi-Wasserspiegels droht die Verbindung zur Bucht abgeschnitten zu werden, was nicht erwünscht ist, da man in dieser wertvolle auskristallisierende Salze gewinnen kann.

Sobald die Sanddünen einen Pflanzenbewuchs aufweisen, wird das im Sande gespeicherte Wasser von den Pflanzenwurzeln aufgenommen und zur Deckung der Transpiration verbraucht. Deshalb ist unter sonst gleichen Bedingungen der Wassergehalt des Sandes mit Pflanzenbewuchs stets geringer als der von vegetationslosen Dünen (Abb. 3.3.9). Der Wassergehalt des Sandes unter bewachsenen Dünen liegt im Herbst kaum über dem Welkepunkt von etwa 2%; nur in einer Tiefe von über 4 m, wo es kaum noch Wurzeln gibt, steigt er an, in 5 m Tiefe am 16. VIII. auf über 10%. Bei vegetationslosen Dünen ist der Wassergehalt in % des Trockengewichts stets höher und erreicht in 4,5 m Tiefe 25%, der Sand ist wassergesättigt, d. h. etwas tiefer muß schon der Grundwasserspiegel liegen.

Es wurde 1914 der Versuch unternommen, *Populus nigra* und *Salix acuminata* auf vegetationslosen Dünen anzupflanzen. Sie gediehen anfangs gut, aber nach einigen Jahren wurden die Wasserreserven des Bodens aufgebraucht, wie es folgende Zahlen beweisen (Tab. 3.1).

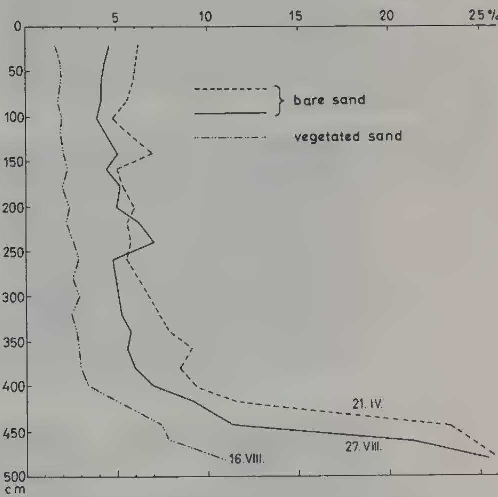


Abb. 3.3.9: Wassergehalt in % von nacktem Sand (bare sand) und einem bewachsenen (vegetated sand) in den oberen 5 Metern (nach Yakubov, aus Walter und Box 1983).

Tab. 3.1: Wassergehalt (in % des TG) des Sandes einer *Populus nigra*-Anpflanzung in verschiedenen Tiefen 1914 und 1918

Tiefe in cm:		20	40	60	80	100	150	200
1914	April 3	9,6	10,5	8,3	8,6	9,0	9,4	9,6
	Sept. 17	2,8	4,6	5,8	6,9	7,8	7,6	8,9
1918	April 11	5,7	6,5	6,4	5,2	4,0	2,6	3,5
	Okt. 2	1,9	1,9	2,2	2,4	3,5	2,7	2,9

Im Jahre 1914 war noch im Herbst von 40 cm Tiefe an genügend aufnehmbares Wasser vorhanden, 4 Jahre später also 1918 war bereits im Frühjahr in allen Tiefen weniger Wasser gespeichert und im Herbst entsprach der Wassergehalt etwa dem Welkepunkt, d. h. es war nur noch nicht durch die Wurzeln aufnehmbares Wasser verblieben, was zum Absterben der Pflanzung führte. Sehr genaue Wassergehaltsmessungen wurden in einem Barkhanengebiet vergleichsweise im Jahre 1912/13 vorgenommen (Abb. 3.3.10).

Die Kaspische Niederung war schon in prähistorischer Zeit besiedelt, was Artefakte aus der Steinzeit (3000–2000 Jahre v. Chr.), wie auch aus der Bronzezeit von Skythen (500 v. Chr.) beweisen. Verschiedene Nomadenstämme (Sarmaten, Chosaren, Hunnen, Bulgaren, Mongolen) zogen durch das Gebiet in die Steppen Osteuropas. Die Goldene Orda hatte ihren Sitz

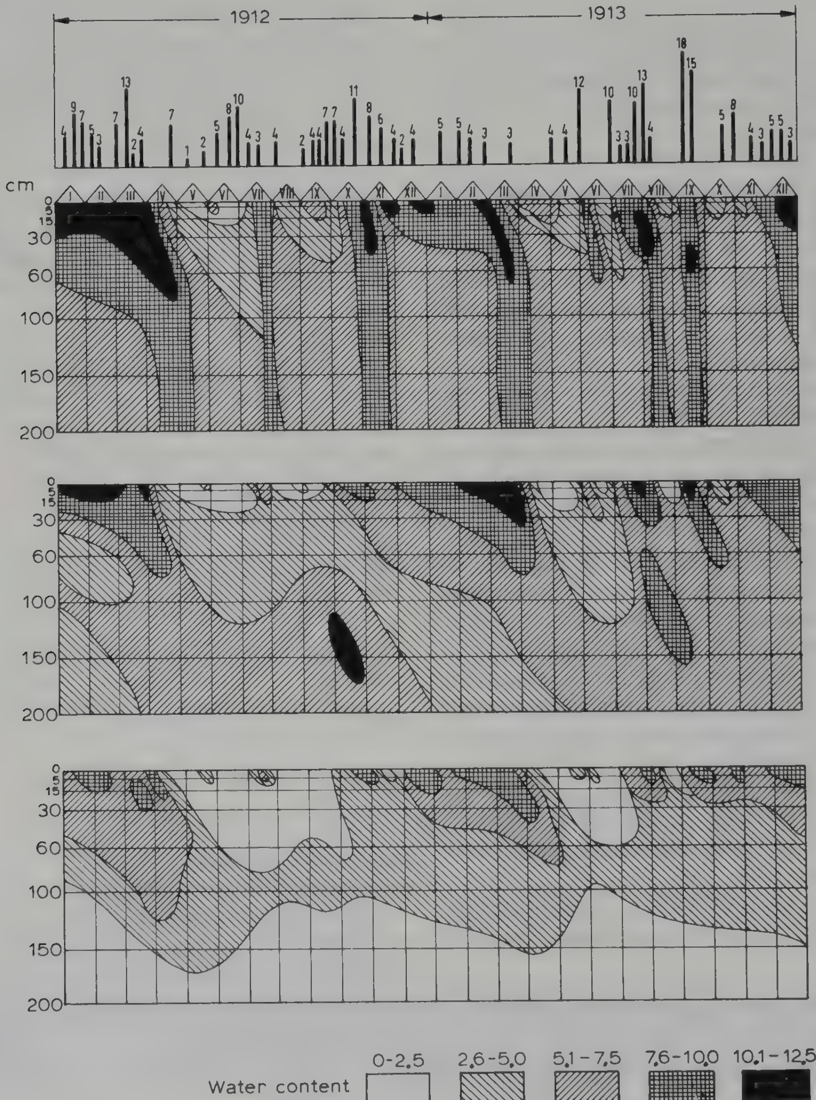


Abb. 3.3.10: Oben: Niederschläge (in mm) für die Jahre 1912–1913. Darunter: Wassergehalt des Sandbodens in einem Barkhan, darunter in einer flachen Düne und ganz unten unter einer bewachsenen Sandfläche, die kein Sickerwasser zum Grundwasser abgibt (nach TOMASHEVSKI, aus WALTER und BOX 1983).

oberhalb des Volgadeltas an der Achtuba. Im 16. Jahrhundert besiedelten die Nogaier das Gebiet zwischen Volga und dem Ural-Fluß, wurden aber im 17. Jahrhundert von den Kalmyken nach Westen verdrängt. 1801 kamen die heutigen Bewohner – die Kazakhen mit ihren mehreren Millionen Schafen ins Land und damit begann die Überweidung und die Dünenbildung.

In Trockenjahren wurden die Herden auf 1/10 dezimiert und die Pflanzendecke erholte sich wieder. Denn im Urzustand war es ein Weideland der großen Herden von Wildpferden (Tarpanen), Wildesel (Kulanen) und der *Saiga tatarica*-Antilope.

Schlimmer wirkte sich der unkontrollierte Ackerbau der Astrakhan-Kosaken aus. Große Sandmassen wurden verweht, so daß sogar die Schiffahrt auf der Volga behindert wurde; denn 1,4 Millionen m^3 an Sand wurden jährlich in den Fluß geblasen. Die Lage besserte sich erst als energische Maßnahmen gegen die Umweltzerstörung unternommen wurden.

Zum Schluß sei noch kurz auf die Verhältnisse im riesigen Auen-Gebiet eingegangen, das zwischen der Volga und deren östlichem Hauptarm Akhtuba (oberhalb des eigentlichen Deltas) vor der Volgaregulierung in diesem Jahrhundert bestand: Das Frühlingshochwasser begann hier im März. Es war nicht hoch, denn der ganze Mittel- und Oberlauf war zu dieser Zeit noch fest gefroren. Die Frühlingsflora in den Auen war Ende April/Anfang Mai schon abgeschlossen, wenn das eigentliche Hochwasser, das Mitte Juni den Pegel + 4 m erreichte, begann. Erst Ende Juli konnten sich rasch wachsende Arten in der Aue entwickeln, wie kleine *Scirpus*-Arten, *Vandellia pyxidaria* (Scrophulariaceae) u. a. die schon nach 10–15 Tagen blühen und dann fruchten, dazu auch der Farn *Marsilia aegyptiaca.*

Die Sommerpflanzen die bis zu 3 Monaten von Wasser bedeckt wurden, verloren einen Teil ihrer Sprosse *(Agropyron repens, Tournefortia sibirica)* oder alle Blätter bis auf die Endknospen *(Euphorbia uralensis, Cynanchum acutum),* bzw. bildeten Unterwasser-Formen (*Butomus umbellatus, Lysimachia nummularia, Nasturtium brachycarpum* u. a.).

Das eigentliche Deltagebiet bestand aus Sümpfen mit einer Ausdehnung von 1 350 000 ha, von denen 1968 nur 7% kultiviert wurden. Es war als ein Vogel- und Wildparadies bekannt durch das Vorkommen der Indischen Lotusblume, die vielleicht aus Indien verschleppt worden war. Doch unterscheidet sich diese *Nelumbo caspica* von *Nelumbo nucifera* Indiens durch gewisse kleinere Merkmale (kleinere Zahl von Samenanlagen an der Plazenta u. a.), so daß es sich evtl. um ein Tertiärrelikt handeln könnte, wie im Talysch-Gebiet SE-Kaukasiens. Nach der Regulierung der Volga hat sich der Wasserabfluß der Volga grundlegend geändert und die Kulturflächen haben sich im gesamten unteren Volga-Gebiet weit ausgedehnt.

Teil 4: Subzonobiom VIIa der ariden Halbwüsten und Wüsten Kazakhstans

4.0 Allgemeines

Kazakhstan ist eine politische Einheit und ein sehr großes Gebiet. Denn es erstreckt sich von 55,5 ° N bis 41 ° N über 1500 km sowie von 46,4 ° E bis 87,3 ° E über 3000 km und bedeckt eine Fläche von 2,7 Millionen km² (Abb. 4.0.1). Den westlichen Teil, der zur Kaspischen Niederung gehört, trennen wir ab, ebenso den nördlichen Teil, der die Fortsetzung der Sibirischen Steppenzone nach Süden darstellt. Diese Steppen wurden in einer Großaktion umgeackert und besiedelt, bevor sie ökologisch eingehend erforscht waren. Nach einigen guten Regenjahren erzielte man befriedigende Ernten; dann kam jedoch eine lange Dürreperiode mit völligen Mißernten, die den Ackerbau als nicht lohnend erscheinen ließen.

Sehr eingehend auf stationären Versuchsflächen wurde in den Jahren 1957–1962 ein größeres Gebiet untersucht. Es umfaßt südlich vom großen abflußlosen und salzigen Tengiz-See (Wasserfläche 1520 km²) einen Teil der Halbwüsten-Zone und den nördlichen Teil der Wüstenzone mit der Betpak-Dala-Wüste (westlich vom Balkhash-See).

Das Untersuchungsgebiet hat eine Fläche von 30 000 km², erstreckt sich von N nach S über 700–750 km und von W nach E über 400–450 km (Abb. 4.0.2). An den Untersuchungen nahmen Vertreter der Geologie, aller anderen Naturwissenschaften und der Ökologie mit verschiedensten Fachrichtungen teil. Die Ergebnisse wurden in 3 Bänden mit zusammen 1123 Seiten und vielen Karten veröffentlicht: Komplexe Charakteristik der wichtigsten Pflanzengemeinschaften der Wüstensteppen des Zentralen Kazakhstan, Biokomplexe Untersuchungen in Kazakhstan (Nauka-Leningrad, Bd. 1, 1969, Bd. 2, 1969 und Bd. 3, 1976, in Russisch). Wir beschränken

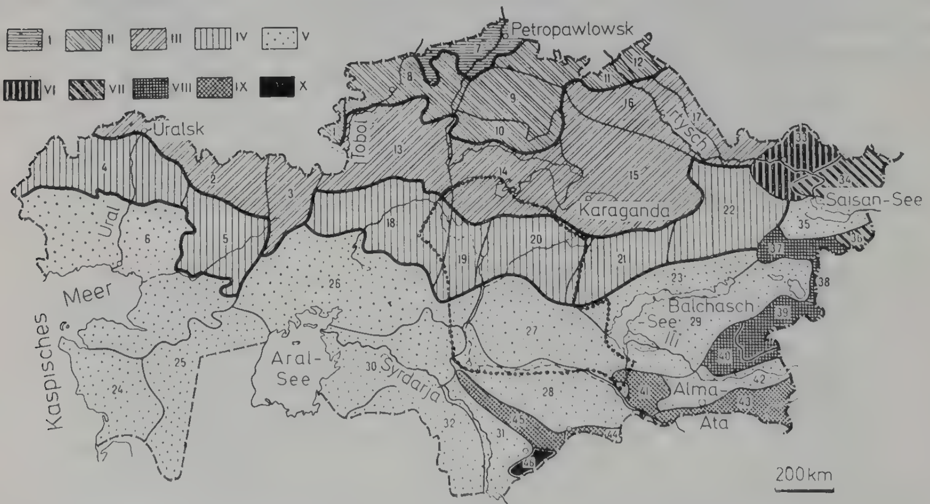


Abb. 4.0.1: Kartenskizze von Kazakhstan mit den Vegetationszonen I–X (nach Gvozdyetzki und Nikolayev, aus Walter und Box 1983):
I Waldsteppe, II krautreiche Steppen, III krautarme Steppen, IV Wüstensteppe = Halbwüste, V Wüsten bzw. südliche Halbwüste, VI–X Gebirge, die zum Altaigebirge (vgl. Teil 10) oder schon zu Mittelasien gehören (vgl. Teil 5).
Nr. 1–46 sind einzelne Rayonen, die etwa den Biomen entsprechen. Das punktiert umrandete Gebiet (20, 21, Teile von 14 und 19) ist das genauer untersuchte Gebiet (vgl. Abb. 4.0.2).



Abb. 4.0.2: Das 1957–1962 genauer untersuchte Gebiet (Lage vgl. Abb. 4.0.1) mit dem Tengiz-See im Norden, dem Balkhash-See im Südosten und dem Sarysu-Fluß in der Mitte.
■ = 3 Dauerversuchsflächen.
I Grenze zwischen den Steppen im Norden und den wüstenhaften Gebieten im Süden, II–VIII weitere Untergliederungen, IX Dauerversuchsflächen.
Vegetationseinheiten: X krautreiche *Festuca-Stipa*-Steppe, XI *Artemisia-Stipa*-Wüstensteppe, XII grasreiche Wüsten, XIII grasarme Wüsten, XIV–XXII Vegetation auf verschiedenen Gesteinen und zwar: XIV auf Eruptivgesteinen, XV auf Granit, XVI auf Kalkgesteinen, XVII auf Quarzitgestein, XVIII auf salzhaltigem Sandstein, XIX auf leicht sandigen Böden, XX auf Sanden, XXI auf tertiären, gipshaltigen Tonen, XXII auf leicht salzigen Böden, XXIII auf Solonetz, XXIV Buschland mit *Spireanthus* (aus Walter und Box 1983).

uns auf dieses Gebiet und wollen nur einige ökologisch besonders interessante Ergebnisse herausgreifen.

4.1 Das Klima

Die mittlere Jahrestemperatur ist 3–5 °C. Der Winter ist kalt und dauert 5 Monate, die mittleren Januartemperaturen liegen zwischen −15 und −20 °C, das absolute Minimum um −40 °C. Die etwa 20–30 cm dicke Schneedecke bleibt von November an etwa 120–140 Tage liegen, kann aber in einzelnen Jahren ganz fehlen; denn die Niederschläge sind vorwiegend Sommerregen (Höhe des Jahresniederschlags in der Halbwüste 150–200 mm), die potentielle Evaporation ist 7 mal höher.

Die Aridität des Klimas erkennt man, wenn man das Klimadiagramm von Semipalatinsk (noch in der Steppenzone) mit dem von Kokchetau in der nördlichen Halbwüste vergleicht (Abb. 4.1.1).

Die klimatischen Bedingungen während der

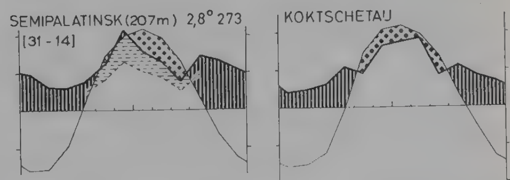


Abb. 4.1.1: Klimadiagramm von Semipalatinsk, noch in der Steppenzone, und Kokchetav (Koktschetau) im Untersuchungsgebiet der Nördlichen Halbwüste.

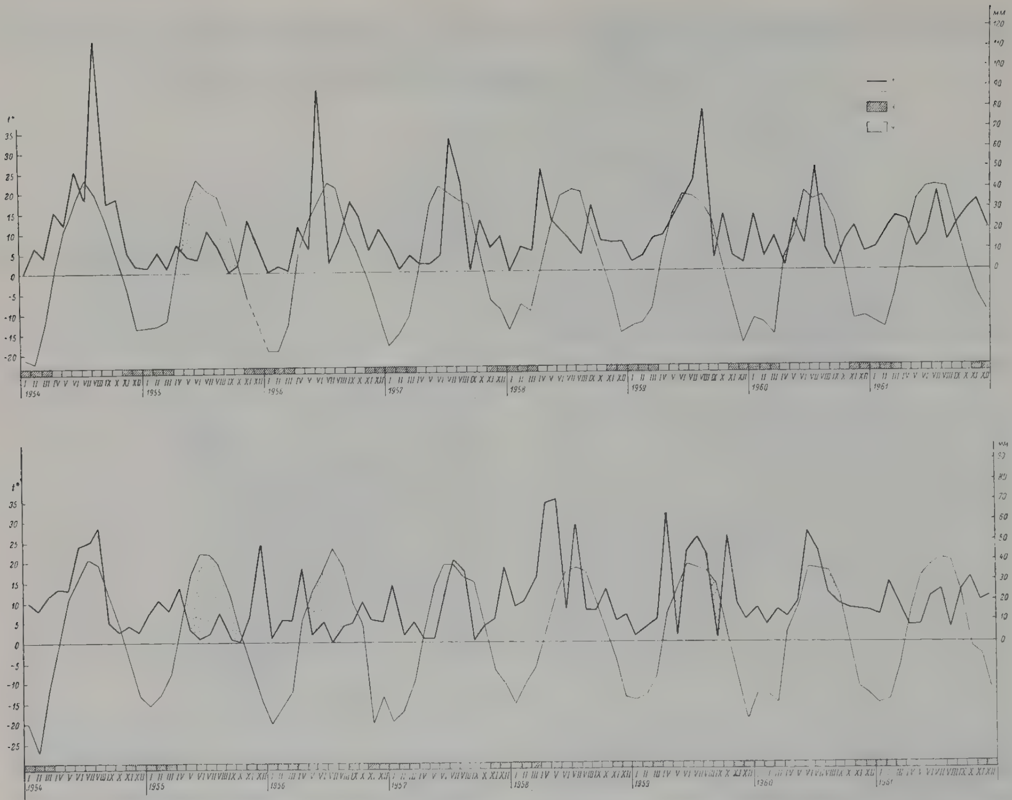


Abb. 4.1.2: Klimatogramme der Jahre 1954–1961 aus dem Untersuchungsgebiet. Oben: aus der trockenen Steppenzone, unten: aus der Wüstensteppe (Halbwüste).
1 Niederschlagskurve, 2 Temperaturkurve, 3 Monate mit einem mittleren Tagesmittel unter 0° C, 4 Dürreperioden (aus Walter 1974).

Versuchsjahre 1954–1961 zeigen die Klimatogramme aus der Trockensteppe (entspricht der nördlichen Halbwüste, vgl. Abb. 4.1.2). Das Jahr 1954 war feucht, dann folgten in der Trokkensteppe 4 Dürrejahre und nach einem etwas regenreicheren wieder 2 Dürrejahre, während in der Halbwüste das Jahr 1958 die höchsten Niederschlagsmengen aufwies. Auf jeden Fall ist die Zahl der Dürrejahre so groß, daß sich ein Ackerbau nicht lohnt, denn die Dürrejahre sind unvorhersehbar und die Aufwendungen für die Feldbestellung und die Saat sind in Dürrejahren verloren.

4.2 Die Böden

Die zonalen Böden in der Halbwüstenzone sind Burozeme, in der Wüstenzone Serozeme, d. h. Wüsten-Grauerden fast ohne Humushorizont. Sie sind alkalisch und in 25–35 cm Tiefe erkennt man Kalkausscheidungen, in 80–100 cm Gipskristalle. Nur in gewissen Niederungen und in den Flußtälern sind die Böden feuchter, aber dann besteht, wie immer in ariden Gebieten, die Gefahr der Verbrackung.

Nur wenige Flüsse führen das ganze Jahr über Wasser, wie der Nura-Fluß, der in den See Tengiz mündet, aber 88% des Abflußes erfolgen im Frühjahr, im Sommer nur 2%. Tiefgründige Böden sind relativ selten; es herrschen steinige Rohböden vor. Denn es ist eine Rumpfgebirgslandschaft (russ.: Melkosopochnik). Ein geologisch altes Faltengebirge wurde fast völlig abgetragen. Es sind nur niedrige Bergrücken und Inselberge nachgeblieben, die in ihrem eigenen Schutt ertrinken, weil in ariden Klimagebieten die Verwitterungsprodukte nicht durch Wasser entfernt werden, sondern als Schuttfächer an Ort und Stelle liegen bleiben. Anstehende Gesteine sind in Kazakhstan Granite, paläozoische Sandsteine, Konglomerate, Tonschiefer, Kalk-

oder Eruptivgesteine. Seit dem Mesozoikum ist das Klima arid, eine tertiäre Meerestransgression führte zur Ablagerung von bunten Tonen oder Mergeln in den Tälern.

Die Geomorphologie ist ebenso kompliziert wie die geologische Struktur. Die Erhebungen ragen 10 bis 100 m über die Talsohle hinaus, obgleich die absoluten Höhen 1000 m NN erreichen, die Granitberge nördlich vom Balkhash-See sogar 1500 m NN (Abb. 4.2.1).

Wir fügen 4 Landschaftsaufnahmen hinzu (Abb. 4.2.2–4.2.5, Fotos von M. Succow).



Abb. 4.2.1: Rumpfgebirgslandschaft im Granitgebiet des Zentralen Kazakhstans (Bergmassiv Begasy). Im Vordergrund eine feuchtere Senke mit Steppenpflanzen (Foto Bespalova).



Abb. 4.2.2: Feuchte Niederung am Fluß Assur (= Blinder Fluß), überweidet und großen Horsten von *Lasiagrostis (Stipa) splendens* bewachsen. Im Hintergrund das Rumpfgebirge.

Abb. 4.2.3: Steppe südlich von Karaganda, als Pferdeweide dienend, *Festuca-Koeleria*-Grasland im Mai mit *Tulipa patens, Iris scariosa* und *Alyssum*; fleckenweise *Caragana*-Büsche und *Goniolimon speciosum.*



Abb. 4.2.4: Felsige Hänge im Rumpfgebirge westlich von Yambul in 800 m NN, *Stipa-Artemisia*-Halbwüste.



Abb. 4.2.5: Flußaue am Aryz, nördl. Chimkent mit senkrechten Lößwänden. *Elaeagnus*- und *Tamarix*-Büsche.

4.3 Die Produzenten

Bei der Vegetation der Halbwüste wird ein nördlicher, weniger arider Teil – die Trockensteppe – und ein südlicher extremerer Teil – die Wüstensteppe – unterschieden.

Doch ist die zonale Vegetation nur auf kleinen Flächen vorhanden, meist auf gut dränierten Böden am Fuße von Schutthängen, deren Oberfläche kaum geneigt ist.

Viel weiter verbreitet sind die Pedobiome, vor allem Lithobiome, also felsige oder steinige Böden und Schutt- oder Geröllhalden, die aus sehr verschiedenen Gesteinen bestehen. Psammobiome sind alluviale, sandige Ablagerungen, oft umgelagert durch den Wind. Auch Halobiome sind verbreitet, denn die feuchten Böden an Wasserläufen und um Seen verbracken im ariden Klima stets. *Im Gegensatz zu der nördlichen Kaspischen Niederung fehlt die Mikromosaikstruktur der Pflanzendecke völlig,* denn die Voraussetzung für diese ist das Vorhandensein eines ebenen, früheren Meeresbodens mit einem gewissen Salzgehalt. Die Halbwüste, die in Kazakhstan den Übergang zur Wüste bildet, besteht aus Pflanzengemeinschaften, in denen Steppenelemente und Wüstenelemente nebeneinander wachsen, wobei der Anteil der ersteren nach Süden allmählich abnimmt, der der letzteren jedoch zunimmt. Die Zweiteilung in Trokkensteppe und Wüstensteppe ist mehr eine praktische Untergliederung; denn scharfe Grenzen fehlen.

In der Trockensteppe sind die dominanten Arten *Stipa lessingiana* (mit federigen Grannen, Abb. 4.3.1) und *S. sareptana* (Grannen ungefiedert), sowie *Artemisia gracilescens* – eine für die kazakhische Halbwüste typische Art. Dazu kommen jedoch bereits Wüstenelemente, die im südlichen Teil – in der Wüstensteppe – die Oberhand gewinnen. Das sind vor allem: *Kochia prostrata, Ferula caspica* und *Poa bulbosa,* die zu den Ephemeroiden, wie *Tulipa patens,* überleitet.

Auch die für Wüsten typischen annuellen Ephemeren, wie *Alyssum desertorum, Ceratocephalus orthoceras* u. a., treten auf. Im südlichen Teil der Wüstensteppe kommen hinzu: *Ferula ferulaeoides, Hymenolaena trichophyllum* (Umbellif.) und *Rindera tetrapis* (Boragin.). *Festuca*





Abb. 4.3.1: Trockene Steppe im Zentralen Kazakhstan mit vorherrschender *Stipa lessingiana*: links fruchtend, rechts nach dem Fruchten (Foto Bespalova).

sulcata nimmt nach Süden ständig ab und fehlt der südlichen Wüstensteppe.

Der südlichste Teil von Kazakhstan gehört schon zum Subzonobiom VII (rIII). Die Gräser fehlen weitgehend. Auf steinigen, Hamada-ähnlichen Flächen wachsen *Salsola arbusculiformis, Artemisia terrae-albae, A. turanica, Ferula ferulaeoides, Caragana balchaschensis* u. a., dazu die die Ephemeroiden *Poa bulbosa, Ranunculus polyrhizus, Rheum tataricum* und viele andere.

In den mehr offenen steinigen Gemeinschaften findet man die typische, polsterförmige *Nanophyton erinaceum* (Chenopod.) u. a. Auf leicht brackigen Böden überwiegt *Artemisia* (6 verschiedene Arten), auf Fels- und Geröllhalden *Silene balchaschensis, Zygophyllum iliense, Tanacetum santolina* u. a.

Im allgemeinen lassen sich die Gesellschaften schwer abgrenzen; es herrschen den Biotopen entsprechend komplexe Gruppierungen vor, teils mit scharfen Grenzen, teils mit fließenden Übergängen.

Besonders extrem ist die Betpak-Dala-Wüste, die vom Ustyurt-Plateau, das schon zu den mittelasiatischen Wüsten gerechnet wird, durch das Aralo-Kaspische Sandgebiet getrennt ist.

Die wichtigsten, dominanten Arten der Betpak-Dala-Wüste sind: *Salsola laricifolia, Artemisia terrae-albae* und *Anabasis salsa;* dazu kommen *Caragana grandiflora* und *Arthrophytum.* Diese Arten kommen in verschiedenen Kombinationen vor, wobei meist die halophilen Chenopodiaceen dominieren. Bemerkenswert ist überhaupt der Artenreichtum an Chenopodiaceen; diese sind in Kazakhstan, Uzbekistan und Tadshikistan mit mehreren Hundert Arten vertreten.

Besonders hingewiesen werden soll auf die endemische Art eines Rosaceen-Strauchs – *Spiraeanthus schrenkiana,* der mit dem Gras *Achnatherum (Stipa)* und mit *Caragana* in Karstsenken vorkommt.

Die Betpak-Dala-Wüste ist ein extremes, unbesiedeltes Gebiet mit trockenem Frühjahr ohne Ephemeren. Sie wird als «Golodnaya step» (= Hungersteppe) bezeichnet. Sie ist ohne Wasserstellen und wird stets auf dem kürzesten Wege von Viehherden gekreuzt, die im Winter im Süden im Chu-Tal weiden und im Sommer in Nord-Kazakhstan.

4.3.1 Ökobiomorphologische Untersuchungen

Besonders intensiv wurde die Biologie der wichtigsten Arten der Halbwüste und Wüste untersucht, und zwar außer der biologisch-morpholo-

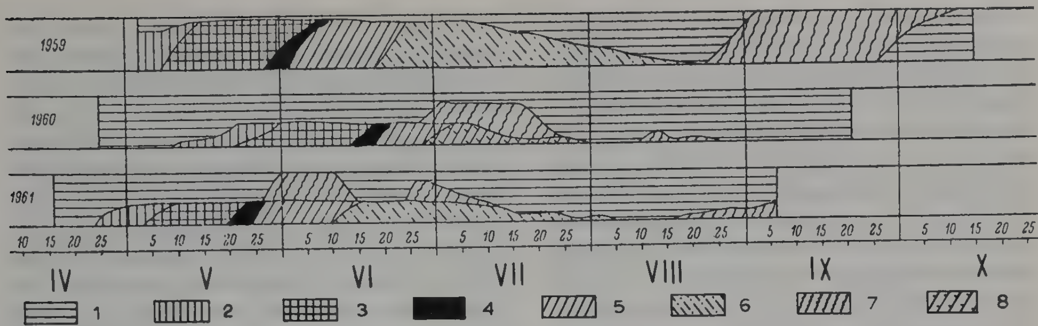


Abb. 4.3.2: Phänologisches Spektrum von *Festuca sulcata* in Zentral-Kazakhstan in den Jahren 1959–1961 (aus Walter und Box 1983).
1 vegetativ, 2 Bildung der Blütenstände, 3 Rispenbildung, 4 Anthese, 5 junge Früchte, 6 reife Früchte, 7 Samenaussaat, 8 Ruhezustand.

gischen Entwicklung von der Keimung über die vegetative und generative Phase bis zum Fruchten und der Samenverbreitung auch die Phänologie und das Altern, sowie die Ökophysiologie (Photosynthese, Wasserhaushalt, Produktion, Mineralsalzgehalt, Biochemie) und die konsortiven Beziehungen zu anderen Organismen – alles zusammengefaßt als *Ökobiomorphologie* der einzelnen Arten bezeichnet. Besprochen werden 11 Halbwüstenarten und 6 Wüstenarten und zwar auf 290 Seiten mit 49 Abbildungen. Als Beispiel bringen wir hier nur eine bekanntere Art *(Festuca sulcata),* eine besonders eigenartige *(Ferula songorica),* einen Alkali-Halophyten *(Anabasis salsa)* und einen mit Polsterwuchs *(Nanophyton erinaceum)* sowie außerdem einen Strauch *(Spiraea hypericifolia)* mit Angaben in sehr stark gekürzter Form.

Festuca sulcata, sect. *Ovinae*

Verbreitung: in den Steppen von Ungarn bis zum Altai und in den Halbwüsten. Die phänologische Entwicklung zeigt Abb. 4.3.2. Die überwinterten Blätter mit toten Spitzen beginnen Ende April zu wachsen, sterben aber nach 2–3 Wochen ab und werden durch junge ersetzt, die bis Juli wachsen. Im August werden sie durch die Blätter ersetzt, die überwintern. Die Rispen erscheinen Anfang Mai. Die Anthese dauert 5–10 Tage, die Fruchtbildung etwa 3 Wochen. In trockenen Jahren blühen nur wenige Pflanzen. Die anemogamen Blüten öffnen sich um 16^h und schließen sich um 19^h. Die Karyopsen reifen in 15–20 Tagen. Die hemi-anemochore Verbreitung erreicht eine Entfernung von 1–2 m. Im günstigen Jahr 1958 wurden 1900 Samen m^{-2} ausgebildet, 1969 nur 78. In einzelnen Jahren sind 40–97% der Samen keimfähig.

Die Keimung erfolgt sowohl im Herbst als auch im Frühjahr. Im ersten Jahr wurden bis zur Sommerdürre 3 Blättchen gebildet und 23% der Keimlinge überlebten die Dürrezeit. Bis zum Beginn der Winterkälte hatten die Keimlinge 6 Blättchen und 6 Würzelchen. Wieviele den Winter überlebten, konnte nicht festgestellt werden. Im zweiten Jahr wurden Halme gebildet und die Horstbildung begann (Abb. 4.3.3).



Abb. 4.3.3: Entwicklung der *Festuca sulcata* in Kazakhstan (nach Popov, aus Walter und Box 1983). a = Sämling, b = zweijährige Pflanze, c = zum ersten Mal blühender Horst.

Der generative Sproß besteht aus einem kurzen Rhizom, das sich jährlich um 0,12–0,15 cm verlängert und dem Blütenstand-Sproß, der eine Höhe von 12–22 cm im trockenen und 35 cm in feuchten Jahren erreicht. Das Rhizom wächst einige Jahre, verzweigt sich und verrottet dann, so daß eine Particularisation erfolgt, d. h. die Seitenzweige bilden einzelne Pflänzchen mit 3–4 Sproßanlagen; doch wird der Horst durch die Adventivwurzeln zusammengehalten. *Festuca* hat drei Lebensphasen: 1. die *Jugendphase,* wobei in einigen Jahren der Horst einen Durchmesser von 3–4 cm erreicht: von den 60–70 Sprossen sind 13–15 generative. 2. Die *Reifephase,* die etwa 20 Jahre dauert. Zu Beginn der letzteren ist der mittlere Teil des Horstes abgestorben (∅ 3 cm) und von fast hundert Sprossen, davon etwa 25 generativen umringt. Gegen Ende, wenn der mittlere tote Teil einen Durchmesser von 4 cm erreicht, wird der lebende Ring durchbrochen und die Zahl der lebenden Sprosse nimmt ab. 3. Die *Altersphase:* Sie dauert 3–5 Jahre, wobei der Horst langsam abstirbt. Insgesamt wird etwa ein Alter von 30 Jahren erreicht, doch hängen alle Jahresangaben von den Witterungsverhältnissen der einzelnen Jahre ab.

Die Netto-Assimilation beträgt etwa 12 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$.

Nach einigen trockenen Tagen im Sommer sinkt sie auf die Hälfte und später noch stärker; im Herbst nach einem Regen nimmt sie wieder etwas zu.

Der Wassergehalt der Blätter sinkt von 60% im Mai auf 40% im Juli ab. Die Extremwerte des osmotischen Potentials waren während der Vegetationszeit 1959 −22,7 bis −59,9 bar und 1960 −23,6 bis −41,3 bar, in der Trockensteppe 1962 nur −17,8 bis −38,5 bar. Die Tagesschwankungen sind sehr stark (bis 15 bar).

Die maximale Transpiration beträgt im Süden der Halbwüste 1,7 $g \cdot gFG^{-1} \cdot h^{-1}$ und entsprechend 0,8 g im Norden, während der Sommerdürrezeit sinkt sie auf ⅕ und kann im Herbst wieder nach Regen vorübergehend ansteigen.

Nur 30% der Stomata sind bestenfalls ganz offen, im Herbst bleiben 40% geschlossen.

Das mittlere Gewicht einer Pflanze ist 4 g, die maximale lebende Phytomasse 88 $g \cdot m^{-2}$ (Anfang Juni). Der Anteil der grünen Teile von einem Horst macht 20–30% der Gesamtmasse (lebende und tote Teile) aus.

Die Netto-Produktion (nur Pflanzenteile 3–4 cm über dem Boden berücksichtigt) zur Zeit des Schossens ist 52 $gTG \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$. Die Netto-Produktion in der Trockensteppe scheint um etwa 16% höher zu sein, könnte somit bei einem *Festuca*-Bestand vielleicht 0,6 $tTG \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ erreichen.

Was die chemische Zusammensetzung betrifft, so liegen Aschenanalysen vor: Die Asche beträgt 7–8% des TG und besteht zu 70–76% aus SiO_2, der Na- und Cl-Gehalt ist gering, obgleich die Böden solonetzartig sind (typisch für Gräser, die kaum NaCl aufnehmen). Der Zellulosegehalt nimmt im Laufe des Jahres von 27 auf 32,5% zu, der reine Proteingehalt entsprechend von 6,8 auf 5,6% ab. *Festuca sulcata* ist die beste Weidepflanze der Trockensteppe, auch das Heu wird sehr geschätzt.

Die Mikroflora der Rhizosphäre wurde bestimmt: etwa 30 *Penicillium* spp., 17 *Aspergillus* spp., viele Mucorales und Fungi imperfecti, dazu Bakterien, deren Stoffwechselprodukte die Keimung bis zu 40% erhöhten. Umgekehrt beschleunigten die Wurzelextrakte das Wachstum der Mikroben in Reinkulturen. Der wichtigste Parasit ist *Puccinia festucae; Festuca* wird von Heuschrecken, Zikaden und Heteropteren gefressen, auch von Raupen, ihre Wurzeln von Käferlarven.

Ferula songorica

Es ist eine der Riesenumbelliferen, die im blühenden Zustand 110–185 cm groß wird (ohne Blütenstand 50–80 cm). Es wird nur ein Stengel gebildet, der sich unter dem Blütenstand gabelt, die mehrfach gefiederten Blattspreiten sind am Ende eines langen Blattstiels bis 125 cm lang. Die Wurzel ist sehr dick, verzweigt und reicht 1,5 m in die Tiefe.

Die Art ist auf Zentral- und Ost-Kazakhstan sowie das Altai-Gebirge beschränkt. Sie bevorzugt als Wuchsort tiefe Täler und Senken in ebenem Gelände, Schutthänge und Gerölle, d. h. Standorte mit guter Wasserversorgung in ariden Gebieten, wo auch Sträucher *(Spiraea, Caragana)* vorkommen.

Ferula ist ein Hemi-Ephemeroid, d. h. eine Zwischenform von Geophyten und Hemikryptophyten, wie es folgende Entwicklung zeigt:

Die rötlichen Knospen kommen aus dem Boden, sobald die Schneedecke verschwindet. Sie bestehen aus zwei Schuppenblättern und einem eingerollten Laubblatt, das sich bis Mitte Mai rasch aufrollt, aber schon Mitte bis Ende Juni zu vergilben beginnt. Im Juli zieht die Pflanze ein. Nur die Erneuerungsknospe wird im Boden angelegt. Die Blütenstandsachse beginnt im Mai

zu wachsen und die Blütenknospen werden im Juni gebildet. Die Blütezeit dauert 15 Tage bis Anfang Juli, die Fruchtreife einen Monat; sie wird abgeschlossen, wenn die Sproßachse schon tot ist. Die Pflanzen blühen alle 2 Jahre, aber nur in Regenjahren, sonst nur an quelligen Stellen.

Der Blütenstand hat bis zu 5000 Blüten, die entomogam, aber unansehnlich sind, doch der große Blütenstand lockt die Insekten den ganzen Tag an. Selbstbestäubung ist möglich. Nur 9–20% der Blüten bilden Früchte und von diesen sind 50–75% defekt. Bei der autochoren Verbreitung werden die Früchtchen 30 cm, selten bis zu 3 m weggeschleudert. Im Laboratorium keimten 1959 nur 10% der Samen, 1961 dagegen 44%.

Die *Jugendphase* dauert 16–22 Jahre (Abb. 4.3.4). Während dieser Zeit verlängert sich der Wurzelhals an der Sproßbasis auf 1,4–2 cm und schlafende Knospen werden gebildet, die sich erst in der *Reifephase* öffnen, nachdem der Blütenstand abgestorben ist. Die Dauer der Reifephase beträgt etwa 30 Jahre. Der Wurzelhals mit den Blattnarben wird 12–17 cm lang und 8–13 cm dick. Auch die Hauptwurzel sowie die Seitenwurzeln werden dicker. Die Zahl der Blätter nimmt bis auf 12 zu und es tritt Partikulisation der Seitenzweige ein.

Das Gesamtalter einer Pflanze konnte nicht festgestellt werden. Die Sträucher und Halbsträucher in der Halbwüste und Wüste werden meistens sehr alt. Die ökophysiologischen Untersuchungen ergaben ein Photosynthese-Optimum bei 35 °C und ein Maximum bei 50 °C. Die potentielle Netto-Assimilation (bei optimaler CO_2-Konzentration und Belichtung) erreicht im Frühsommer 143 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$, aber gegen Ende der Vegetationszeit nur 50 mg (bei schlechter Wasserversorgung nur 39 mg). Unter natürlichen Verhältnissen betrug sie nur 8 mg

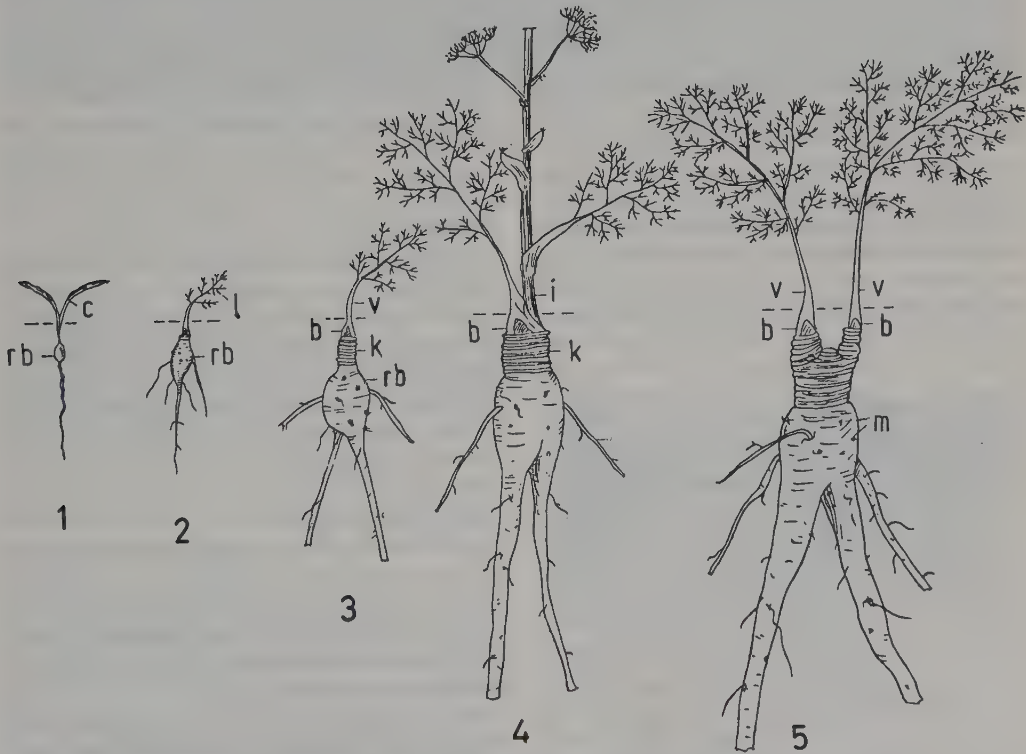


Abb. 4.3.4: Entwicklung der *Ferula songorica* (nach Borisova, aus Walter und Box 1983). 1 einjährige Pflanze mit 2 Kotyledonen (C), 2 zweijährige Pflanze mit nur einem Laubblatt (l), aber gut entwickelter Wurzelknolle (rb), 3 zehnjährige mit einem größeren Blatt, die Blattnarben (k) der Blätter vergangener Jahre sind deutlich sichtbar, ebenso die Knospe (b) für das nächste Jahr, v = vegetativer Sproß, 4 16-jährige Pflanze (nur der untere Teil des Blütenstandes (i) ist eingezeichnet, 5 25-jährige Pflanze, die sich nach der Blüte vor etwa 7 Jahren verzweigte, die Narbe des Blütenstandes ist sichtbar.

$CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$. Der Wassergehalt der Blätter ist sehr hoch (70–80%), seine Tagesschwankungen sind gering. Das osmotische Potential schwankt zwischen −20 und −32 bar.

Die Transpiration ist, insbesondere am Vormittag, sehr intensiv 1,4–1,8 $g \cdot gFG^{-1} \cdot h^{-1}$.

Die Stomata sind im Frühjahr weit geöffnet, später etwas weniger.

Das Trockengewicht der oberirdischen Teile einer Pflanze betrug im Mittel 133 g. Die Pflanzen werden vom Vieh nicht gefressen. Der Aschengehalt der Sproßachse ist 6–10%, der von Blättern 9–11%.

Als Parasit auf den Blättern wurde *Uromyces gramini* festgestellt. Einige Wanzen fressen die Früchte, viele Käfer die Antheren und den Pollen, Larven von Rüsselkäfern entwickeln sich in den Samen. Der Marienkäfer *(Coccinella septempunctata)* frißt Pollen und die vielen Blattläuse; die Raupen einiger Microlepidopteren die Früchte. Der offene Nektar wird von vielen Insekten gesammelt.

Anabasis salsa

Es ist ein 25 cm hoher Chenopodiaceen-Halbstrauch, der auf Salzböden typisch für die Halbwüsten von der Kaspischen Niederung durch ganz Kazakhstan und bis Dsungarien ist. Diese Art wächst auf alkalischen Syero-Burozem-Böden, auf Solonetz und auf Takyren (p. 236), mit ihr kommen *Nanophyton, Artemisia terrae-albae, Atriplex canum* und *Suaeda physophora* vor. Die Zahl der Keimlinge betrug nach einem günstigen Jahr im darauffolgenden (1959) $38 \cdot m^{-2}$, von denen im September noch $27 \cdot m^{-2}$ am Leben waren. 1960 fand man nur einen Keimling pro m^2 und 1961 überhaupt keinen. Die Keimpflanzen entwickeln sich sehr langsam. Seitenzweige bilden sich erst nach 5–7 Jahren, wenn die Pflanzen 3–5 cm groß sind; die Sproße sind plagiotrop. Das Längenwachstum ist 0,2–1,5 cm pro Jahr. Die Hauptwurzel dringt 15–20 cm in den Boden ein, bis sie den kompakten B-Horizont der Solonetz-Böden erreicht, sie bildet dann Seitenwurzeln, die bis 60–70 cm in die Tiefe gehen (Abb. 4.3.5). Neben diesen ausdauernden Wurzeln werden ephemere Saugwürzelchen nach jedem Regenfall gebildet, wenn der Boden gut durchfeuchtet ist.

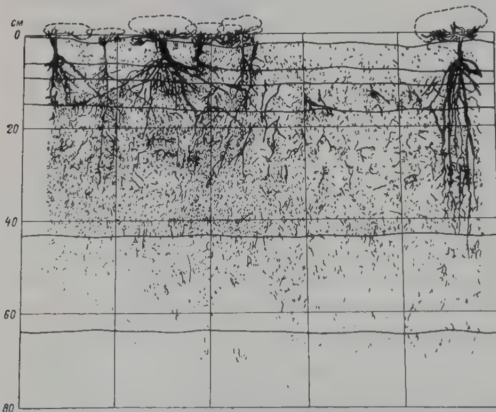


Abb. 4.3.5: Bodenprofil mit *Anabasis salsa*-Wurzelsystem, das ungeachtet der geringen Deckung der Pflanzen doch geschlossen ist und bis 40 cm Tiefe sehr dicht ist, aber noch tiefer reicht (nach SHALYT, aus WALTER und BOX 1983).

Die zylindrisch sukkulenten Blättchen haben eine zweischichtige Epidermis, der Stengel einen Wachsüberzug. Die Zahl der Stomata ist klein. Deshalb ist die Transpiration selbst bei guter Wasserversorgung maximal um 1,5 $g \cdot gFG^{-1} \cdot h^{-1}$ (meist nur 0,2–0,8 g). Der Wassergehalt sinkt von 78% im Mai auf 51% im August. Die sehr unauffälligen anemogamen Blüten sieht man von Mitte Mai bis Anfang Juni. Die Deckung von *Anabasis*-Reinbeständen ist 15–20%. Die Produktion im günstigen Jahr 1958 war 460 $kg \cdot ha^{-1}$, danach nahm sie von Jahr zu Jahr ab und war im Jahr 1961 nur noch 200 $kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$.

Anabasis ist ein Alkali-Halophyt mit hohem Na^+-Gehalt, aber geringem Cl^--Gehalt (Bd. 1, p. 107). Als Anionen findet man meist die giftige Oxalsäure, doch dürften es bei *Anabasis* andere Säuren sein; denn sie wird vom Vieh gefressen, allerdings nur im Herbst, weil dann der Gehalt an den giftigen Alkaloiden Anabasin und Salsolin am niedrigsten ist.

Nanophyton erinaceum

Diese Chenopodiacee steiniger Standorte (Abb. 4.3.6) ist nicht so weit verbreitet wie *Anabasis*. Es ist eine kazakhisch-nordturanische Art, die auch in Dsungarien vorkommt. Sie bildet lockere 5–10 cm hohe Polster (∅ 10–20 cm) und vermehrt sich nur durch Samen.

Die Keimlinge wachsen sehr langsam. Der Hauptsproß stirbt nach 3–5 Jahren ab, die kleinen Seitenzweige sind kurz und dicht mit kleinen Blättern besetzt. Ein Polster mit einem Durchmesser von 20 cm hat etwa 850 solcher Zweige, die alle senkrecht zur Polsteroberfläche stehen.

Die Wurzeln gehen 60–70 cm in die Tiefe, bilden aber viele Seitenwurzeln in 7–10 cm Tie-



Abb. 4.3.6: *Nanophyton erinaceum,* ein dichtes Polster bildend, ist auch in der Dsungarischen Gobi verbreitet (Foto P. Hanelt).

fe, die nach Regen das Wasser aus der obersten, nur schwach brackigen Bodenschicht entnehmen.

Die Blättchen sind xeromorph, die Epidermis dickwandig, die Stomata eingesenkt. Der basale Teil der Blätter ist mit einer dicken Wachsschicht bedeckt. Das zentrale Gefäßbündel besteht hauptsächlich aus Sklerenchymfasern. Der Wassergehalt der Blätter ist gering: 52% im Mai und 36% im August. Die Transpiration ist niedrig, im Mittel 0,4–0,45 g · $gFG^{-1} \cdot h^{-1}$. *Nanophyton* ist eine ganzjährige wertvolle Weidepflanze.

Spiraea hypericifolia
Dieser Rosaceen-Strauch hat ein enormes Areal, das die ganze Steppenzone von Ungarn bis zum Yenisey umfaßt, ebenso wie die Halbwüsten Kazakhstans bis in den Zentralen Tyen Shan. In den Steppen gehört er zur zonalen Vegetation nur an Standorten, an denen er vor der Konkurrenz der Gräser geschützt ist (einzelne Felsen, verlassene Ameisenhaufen usw.); in den arideren Gebieten wächst er auf Biotopen mit lokal höherer Feuchtigkeit, am Fuße von Schuttfächern, zwischen Felsen usw. (nach dem Gesetz des Biotopwechsels und der relativen Standortskonstanz), z. B. zusammen mit der *Ferula.*

Im sehr günstigen Jahr 1961 war das Aussamen schon Anfang Juni; im August trat nochmalige vereinzelte schwache Blüte und geringe Aussamung ein.

Der komplizierte morphologische Aufbau des Sproßsystems mit unterirdischen Ausläufern wird ausführlich beschrieben. Die Wurzeln reichen in Nischen mit tief durchfeuchteten Böden 1 m hinunter, doch befindet sich die Hauptmasse des Wurzelsystems in den oberen 30 cm des Bodenprofils.

Die potentielle Photosynthese bei hohem CO_2-Gehalt im Laboratorium (^{14}C-Methode) erreicht im Frühjahr 140 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$ (im Sommer nur 40 mg CO_2). Unter natürlichen Bedingungen betrug im Juni das sehr flache Tagesmaximum 7 mg $CO_2 \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$ (Temperaturoptimum 25–35 °C, Maximum 45 °C; Beleuchtungsoptimum 60 000 Lux).

Die minimalen osmotischen Potentiale der Blätter betrugen im Laufe der Vegetationszeit −38 bis −47 bar (1959) und −21 bis −32 bar

(1960), die maximalen −30 bis −38 bar (1959) und 1960 wenig höher als die minimalen.

Die maximale Transpiration war im Frühjahr 2,6 g und im Sommer 4,6 g · gFG · h^{-1}, im August bei schlechter Wasserversorgung war sie am niedrigsten. Die Tageskurve der Transpiration ist meist eingipfelig mit einem Maximum um 13^h. Die Stomata sind meist stark geöffnet.

Die Zusammensetzung der Aschenelemente weist keine Besonderheiten auf, da der Strauch auf verbrackten Böden nicht wächst.

Die Mikrobenflora der Rhizosphäre ist sehr artenreich, darunter befinden sich viele Nitrifikationsarten, wenige denitrifizierende.

Auf den Blättern findet man den Rostpilz *Triphragmium filipendulae*. Die Zahl der verschiedenen Insektenschädlinge ist sehr groß.

Die ökobiomorphologischen Merkmale aller wichtigen Arten der kazachischen Halbwüste werden in einer Tabelle auf 22 Seiten zusammengefaßt.

Weitere Ökosystemuntersuchungen wurden in diesem Gebiet nicht durchgeführt, wohl aber im Übergangsgebiet der nördlichen Wüsten zu den mittelasiatischen südlichen Sandwüsten (vgl. unter 4.6).

4.4 Die Konsumenten

Es liegen für die Fauna genaue Listen der festgestellten Arten vor. Besonders eingehend wurde die Entomofauna mit 1500 Arten studiert.

Von den Wirbeltieren gehören 29 Arten zu den Säugetieren, von denen 22 Nager sind. Unter den wenigen Raubtieren ist der Korsak-Wolf *(Vulpes corsak)* verbreitet; andere sind *Felis ocreata* und *Vormela peregusna,* in der Halbwüste auch *Mustella eversmanni* und *M. erminea.*

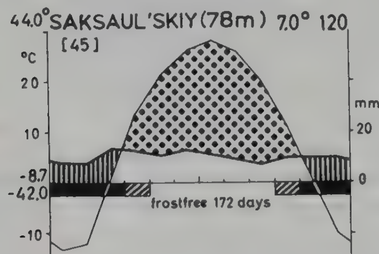


Abb. 4.6.1: Klimadiagramm Saksaulskiy in der Sandwüste nördlich vom Aral-See mit gleichmäßig übers Jahr verteilten, aber insgesamt geringen Niederschlägen.

Von den Huftieren kommen heute noch *Saiga tatarica* und *Gazella subgutturosa* vor.

4.5 Die Destruenten

Sie wurden in Zusammenhang mit den Rhizosphären-Untersuchungen bei den dominanten Arten isoliert sowie bestimmt und zwar bei *Stipa lessingiana, S. sareptana* und *Festuca sulcata,* 5 *Artemisia*-Arten, 4 Chenopodiaceen und 5 anderen Arten.

Unter gleichen Bedingungen ist die Entwicklung der Mikroorganismen in der Rhizosphäre der Gräser intensiver als bei den Halbsträuchern. Die Mikroorganismen sind um so mannigfaltiger und zahlreicher, je feuchter das Klima ist. In der Wüste sind die Pilze in geringerer Zahl vertreten, aber sonst ist die Mikroflora verschiedenartiger.

4.6 Ökosystemforschung

Diese wurde nur in den Wüsten des südlichsten Kazakhstans vorgenommen, die schon den Übergang zu den mittelasiatischen Wüsten darstellen. Es handelt sich um die Wüsten nördlich vom Aralsee einerseits (Abb. 4.0.1/26) und die Taukum-Wüste andererseits, letztere liegt im Südosten Kazakhstans südlich vom Ili-Fluß (südlicher Teil des Bioms 29. Abb. 4.0.1)

Wüste nördlich vom Aralsee:
Das Klima in dieser Wüste ist, wie das Klimadiagramm von Saksaulskiy zeigt, schon wärmer, wenn auch extrem kontinental. Die Differenz zwischen absolutem Temperaturminimum und -maximum beträgt 84–89 °C. Die dünne Schneedecke von 5–8 cm bleibt von Mitte Dezember bis Mitte März liegen; der Boden gefriert bis zu 1,5 m tief (Abb. 4.6.1).

Die zonalen Böden sind typische Burozeme. Auf diesen dominiert *Artemisia terrae-albae,* die wichtigsten Begleiter sind *Anabasis aphylla, Rheum tataricum* und *Poa bulbosa.*

Dieses Artemisietum bedeckt in Kazakhstan 30 Millionen Hektar. Von den Arten sind 8–10% Halbsträucher mit gut ausgebildeter Fragmentation an der Stammbasis (Partikulisation), 5–10% perenne Kräuter, 15% Ephemeroide (Geophyten) und 60% Ephemere (annuelle Arten).

Artemisia ist mit 30% Deckung absolut domi-

nant und die Individuenzahl pro Hektar ist 150 000.

Die Phytomasse des Artemisietums ist 32,2 t · ha^{-1} (18% oberirdisch und 82% unterirdisch). Auf *Artemisia* entfallen davon 83%, auf *Rheum* 14%, auf *Anabasis* 1,6% und auf andere 1,4%.

Der totale Energiegehalt der Phytomasse pro ha beträgt 600 × 10^6 kJ, davon sind 493 × 10^6 kJ in der unterirdischen Phytomasse gespeichert. Die Streumasse erreicht 9,2 t · ha^{-1}, der Humusgehalt des Bodens 22 t · ha^{-1}.

Die Phytomasse enthält 1666 kg · ha^{-1} an Aschenelementen, von denen 1066 kg (83%) auf *Artemisia* entfallen. Der Aschengehalt von *Rheum* beträgt 12%, weil diese Art sehr viel Ca-Oxalatkristalle enthält. *Anabasis aphylla* ist ein Eu-Halophyt, denn 50% der Aschenelemente entfallen auf Natrium, Chlorid und Sulfat.

Die Netto-Produktion des Artemisietum (durch Zuwachs bestimmt) beträgt 7,72 t · ha^{-1} · a^{-1}, also 23% der Phytomasse. Dabei entfallen 65% auf *Artemisia*. Die Phytomasse von *Artemisia* schwankt von Jahr zu Jahr nur wenig, dagegen die der Ephemeren und *Rheum*, je nach der Niederschlagshöhe, sehr stark.

Auf solonchakartigen Solonetzböden dominiert *Anabasis salsa* (6700 Individuen · ha^{-1}). Dazu kommen der Strauch *Atraphaxis spinosa* und *Zygophyllum macropterum* (beide 100 Individuen · ha^{-1}) und viele Ephemeroiden (*Carex pachystylis* u. a.) sowie Ephemeren, am Boden auch die Flechten (dominant *Aspicilia esculenta* und *A. affinis*). Die Deckung schwankt zwischen 12–30%, davon entfallen auf *Anabasis* 95%.

Die Phytomasse von *Anabasis salsa* war 7,59 t · ha^{-1}, aber davon entfielen nur ⅛ auf die oberirdische Phytomasse. Über die Netto-Produktion des Anabasietum gibt die Tabelle 4.1 Auskunft (p. 230).

Ökosysteme der Taukum-Wüste

Diese Sandwüste nimmt den südlichsten Teil des Bioms 29 auf Abb. 4.0.1, direkt südlich vom Ili-Fluß ein (370–500 m NN).

Es handelt sich um pleistozäne alluviale Ablagerungen, die durch den Wind umgelagert wurden. Man kann vier Biogeozöne unterscheiden:

1. *Junge Dünen* mit einem Agropyretum fragilis mit 31 Arten, von denen ökologisch bedeutsam sind: *Agropyron fragile* (12 700 Individuen · ha^{-1}), *Artemisia terrae-albae* (62 000 Individuen · ha^{-1}) und *Kochia prostata* mit *Calligonum leucocladum* auf den Dünensüdhängen.

2. *Alte Dünen*, die aus der Nomadenzeit des 13.–18. Jahrhundert stammen mit einem Ephedretum lamatolepis. Die Zahl der Arten ist 21. *Ephedra* dominiert (114 000 Individuen · ha^{-1}), auf den flachen Rücken und in den Tälchen kommen 3 *Calligonum*-Arten vor, dazu Arten von (1).

3. *Unbewegliche Sandflächen*, die Eu-Klimatope sind mit einem Artemisietum terrae-albae, das der zonalen Vegetation am nächsten kommt. Die Pflanzendecke besteht aus zwei Schichten. In der oberen dominiert *Artemisia* (61 000 Individuen · ha^{-1}), gefolgt von *Kochia prostrata* (26 000 Individuen · ha^{-1}) und *Agropyron fragilis* (9300 Individuen · ha^{-1}). Die untere Schicht besteht aus der niedrigen *Carex physodes* (770 500 Individuen · ha^{-1}) mit dem kleinen Gras *Colpodium humile* (480 000 Individuen · ha^{-1}), der kleinen Umbellifere *Oedibasis apiculata* (24 000 Individuen · ha^{-1}), *Allium* spp. (8000 Individuen · ha^{-1}), und verschiedenen Ephemeren. Die Böden sind sandige, undeutlich ausgebildete Sero-Burozeme.

4. *Feste karbonatreiche Sande* der Depressionen mit einer dichten Moosschicht aus *Tortula desertorum* (80% Deckung) mit einem Ceratoidetum papposae. Es dominieren neben *Artemisia terrae-albae* auch *Ceratoides papposa* (Chenopodiaceae) mit 10 000 Individuen · ha^{-1} (*Artemisia* etwa ebensoviele) mit *Kochia prostrata* (3200 Individuen · ha^{-1}). Die Zahl der Arten ist 34.

Es handelt sich noch um eine typische Nördliche Sandwüste mit Sommerregen, die sich floristisch von den Südlichen Wüsten Mittelasiens durch den bedeutenden Anteil der Gattung *Artemisia* und anderen kazakhischen Florenelementen unterscheidet.

Von diesen Gesellschaften wurden in den Jahren 1969–1971 die Produktionswerte bestimmt (Rodin 1977), die in der Tabelle 4.2 (p. 230) zusammengefaßt sind.

Die Netto-Produktion ist in % der Phytomasse um so geringer, je verholzter die Pflanzen des Biogeozöns sind. Das gilt insbesondere für *Ephedra*.

4.7 Gliederung der Kazakhischen Halbwüste in Biome

Das auf Abb. 4.0.1 dargestellte Gebiet ist eine politische Einheit ohne natürliche Grenzen. Der nördlichste Teil ist die Fortsetzung der sibiri-

Tab. 4.1: Netto-Produktion des Anabasietum salsae im Jahre 1969 in t · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$ bei der Station Tereskent (auf *Anabasis* entfielen 83% derselben)

	Netto-Produktion			Phytomasse-Zuwachs		
	oberirdisch	unterirdisch	gesamt	oberirdisch	unterirdisch	gesamt
Anabasis salsa	0,43	2,72	3,15	0,07	0,12	0,19
Ephemere und Ephemeroide	0,28	0,39	0,67	–	–	–
Gesamt	0,71	3,11	3,82	0,07	0,12	0,19

schen Steppenzone, der östliche ist ein Teil der Kaspischen Niederung; das Ust-Yurt-Plateau im Südosten kann schon zu Mittelasien gerechnet werden. Das ganze kazakhische Gebiet ist jedoch in «Rayone» – bestimmte Landschaftseinheiten, aufgegliedert und diese entsprechen weitgehend unseren ökologischen Einheiten – den *Eubiomen.* Die Kazakhische Halbwüste ist ein Teil von Zentral-Kazakhstan, und zwar gehören zur nördlichen Halbwüste die Biome 13, die Turgai-Trockensteppe, 14 die Tengiz-Trokkensteppe mit dem Tengiz-See im Zentrum, 15 die Bayanulsche Trockensteppe und 16 sowie 17 die Trockensteppe, auf dem linken und rechten Ufer des Irtysh.

Das Gebiet 3 umfaßt die isolierte Erhebung Mygodzhary, südlich vom Ural, die aber ein Rumpfgebirge darstellt, wie der größte Teil des Zentralen Kazakhstan, jedoch von diesem durch Niederungen getrennt ist und durch die mehr westliche und südliche Lage gewisse Besonderheiten der Vegetation aufweist. Da meteorologische Aufzeichnungen von der Erhebung (600 m NN) fehlen, kann man über das Klima keine genauen Aussagen machen (Dokhman 1954).

Zum südlichen Teil der Kazakhischen Halbwüste rechnet man die Biome 18 die Turgaische-, 19 die Ulutau-, 20 die Sarysu-, 21 die Kyzyltau- und 22 die Khingiz-Wüstensteppen, bzw. Halbwüsten. Die Biome 23, 26, 27, 28 und 29 des südlichsten Teils von Kazakhstan bilden schon den Übergang zum Subzonobiom der Wüsten VII (r III). Es sind die nördlichen wüstenhaften Gebiete, die sich von den südlichen mittelasiatischen dadurch unterscheiden, daß die Niederschläge zwar auch nicht hoch sind (um 120–220 mm), aber sich über das Jahr regelmäßiger verteilen (Abb. 4.6.1), so daß die Verhältnisse weniger extrem sind als in Mittelasien mit Winterniederschlägen (Biome 24, 25 sowie auch 31 und 32). Die folgenden sind Sandwüsten und zwar das Biom 26, besser als nördliche Aral-Wüste zu bezeichnen, Biom 28 die Muyunkum-Wüste und 29 Taukum sowie Sary-Ishkotan-Wüsten.

Sie wurden ökologisch erforscht, wenn auch nicht so genau wie die mittelasiatische Karakum-Wüste (vgl. Walter-Box 1983, S. 71–78).

Von einer Wüste – Taukum – bringen wir in der Tabelle 4.2 die Phytomasse von den 4 wichtigsten Vegetationseinheiten.

Tab. 4.2: Phytomasse (t · ha^{-1}), jährliche Netto-Produktion und jährlicher Abfall (t · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$) der 4 Biogeozöne der Taukum-Wüste.
Prozentzahlen in Klammern (Gesamtphytomasse = 100%)

	Agropyretum	Ephedretum	Artemisietum	Ceratodietum
Gesamte Phytomasse	6,03 (100%)	12,85 (100%)	7,46 (100%)	10,33 (100%)
oberirdisch	1,44 (24%)	3,53 (27%)	2,53 (34%)	1,40 (14%)
unterirdisch	4,59 (76%)	9,32 (73%)	4,93 (66%)	8,93 (86%)
Netto-Produktion	4,39 (73%)	2,22 (17%)	4,16 (56%)	6,32 (61%)
oberirdisch	0,67 (11%)	1,16 (9%)	1,41 (19%)	1,01 (10%)
unterirdisch	3,72 (62%)	1,06 (8%)	2,75 (37%)	5,31 (51%)
Jährlicher Abfall	3,60 (51%)	1,54 (12%)	3,57 (48%)	1,28 (12%)
oberirdisch	0,59 (1%)	0,81 (6%)	1,28 (17%)	0,36 (3%)
unterirdisch	3,01 (50%)	0,73 (6%)	2,29 (31%)	0,92 (9%)

4.8 Orobiome

Die Erhebungen der einzelnen Gebirgsrücken über die kazakhische Hochebene ist so gering und das Klima so arid, daß sich Höhenstufen nicht unterscheiden lassen. Die Hochgebirge im Südosten gehören schon zum Tyen-Shan-System (p. 275).

4.9 Pedobiome

In diesem ariden Gebiet mit vorherrschenden Rohböden läßt sich, wie erwähnt, eine zonale Vegetation kaum von der verschiedener Pedobiome trennen.

Teil 5: Subzonobiom VII (r III) der extrem ariden Wüsten Mittelasiens, Biomgruppe Mittelasien

5.0 Allgemeines

Im Vergleich mit den Wüsten des Zonobioms III in der subtropischen Klimazone sind diese Wüsten bei gleichen Niederschlagsverhältnissen weniger extrem. Denn die Pflanzen befinden sich nach entsprechender Abhärtung im Winter immer im Ruhezustand, und die Wasserverluste durch Frosttrocknis sind sehr gering. Dazu kommt, daß die Winterniederschläge sich als Schnee akkumulieren, so daß bei Tauwetter im Frühjahr das Wasser tiefer in den Boden eindringt und dort gespeichert werden kann. Diese Wüsten sind, bis auf die Mohave-Wüste in Nordamerika und die Andinen Wüsten Südamerikas, die wir bereits im Bd. 2, p. 157–168 besprachen, ganz auf Asien beschränkt und bedekken dort eine außerordentlich große Fläche (Abb. 5.0.1).

Sie bilden dort vier floristische Biomgruppen, die auf historische, aber auch klimatische Besonderheiten zurückzuführen sind.

Es sind folgende:

1. Die der Kaspischen Niederung mit den nördlichen (Kazakhischen) Wüsten, die wir bereits behandelt haben, in einem Gebiet mit vorwiegenden Sommerregen.
2. Die Turanischen, südlicher gelegen und deshalb mit nicht extrem kalten Wintern sowie Winterregen. Sie werden als Mittelasiatische Wüsten von den nächsten abgetrennt.
3. Die Zentralasiatischen, die ausschließlich Sommerregen erhalten.
4. Die Biomgruppe der Hochplateau-Wüsten in etwa 4000 m NN, bei denen selbst der Sommer noch sehr kühl ist (Ostpamir und Tibet).

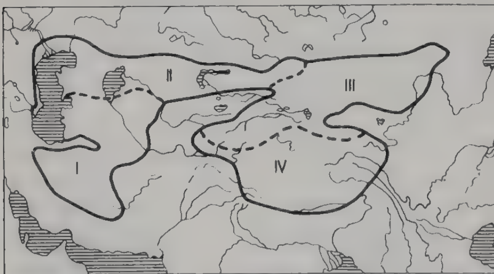


Abb. 5.0.1: Biomgruppen der Euroasiatischen Wüsten: I Irano-Turanische, II Kazakho-Dsungarische, III Zentralasiatische und IV die Pamiro-Tibetische. Der nördlich vom Kopet Dag (vgl. Abb. 5.0.2) gelegene Turanische Teil wird als Mittelasien bezeichnet.

Die Wüsten des temperierten Klimagebiets ähneln in vielem den Wüsten des ZB III, z. B. ist die Bodenbedeckung durch Pflanzen ebenfalls äußerst gering, eine zonale Vegetation fehlt meist auch, weil fast alle Böden Rohböden (= Syrozeme) sind.

In allen ariden Gebieten haben die Böden alkalische Reaktion (pH-Wert > 7), denn eine Auslaugung des Kalkes findet bei ihnen nicht statt; im Gegenteil, durch die Evaporation von der Bodenoberfläche werden die löslichen Ionen mit dem kapillaren Wasser zur Oberfläche bewegt. Doch alles Wasser, das tiefer als 1 m in den Boden gelangt, unterliegt nicht mehr dem Kapillarzug nach oben, sondern bleibt, sofern es nicht von Pflanzenwurzeln aufgenommen wird, gespeichert.

Die verbreitesten Pedobiome sind wie beim ZB III: Lithobiome (Steinwüsten, Kieswüsten), Psammobiome (Sandwüsten), Halobiome (Salzwüsten) und Amphibiome, d. h. Auenböden von Fremdflüssen, die zeitweise Hochwasser führen.

Auch sonst gilt für diese Wüsten, daß Tonböden die trockensten Biotope bilden, Sandböden relativ feuchte, und daß zerklüftete Felsböden ohne oberflächlichen Abfluß die günstigsten Biotope sind, während nasse Böden infolge der Anreicherung von leicht löslichen Salzen an der Oberfläche verbracken. Im Extremfall kann sich sogar eine feste Salzkruste an der Bodenoberfläche bilden (vgl. Bd. 2, p. 213–217).

Der Turanische Teil des großen asiatischen Wüstengebietes, der zur UdSSR gehört, wird als «Mittelasien» (russ. = Srednaya Azia) bezeichnet, und nur der östliche Teil als «Zentralasien» (russ. = Zentralnaya Azia).

An die mittelasiatischen Turanischen Wüsten schließen sich nach Süden die Iranischen mit den

Süd-Afghanischen Wüsten an, auf die wir in Bd. 4 im Rahmen des euro-vorderasiatischen ZB IV zurückkommen werden.

Mittelasien nimmt das große Becken zwischen dem Kaspischen Meer im Westen und den gewaltigen Tyen Shan- und Pamiro-Alay-Gebirgssystemen im Osten ein. Die Begrenzung nach Süden bildet der Kopet Dag und östlicher die nördlichen Vorberge des Hindukush und die Bergzüge des Pamirs. Die geologische Geschichte Mittelasiens beginnt mit dem Rückzug des Tethys-Meeres. Im Tertiär setzte die gewaltige Gebirgsbildung im Süden und Osten der Turanischen Niederung ein, wodurch diese vom übrigen Asien isoliert wurde. Infolgedessen blieb das Klima seit dem Miozän bis auf den heutigen Tag arid. Im Pleistozän mit mehrmaligen starken Vergletscherungen der Gebirge bildete sich auch das Flußsystem der Ur-Amudarya aus; doch mündete dieser Fluß, nachdem das Apscheron-Meer sich zurückgezogen hatte, ein Durchbruchtal zwischen dem Großen und Kleinen Balkhan bildend, in das Kaspische Meer. Dieser mächtige Strom füllte in der darauffolgenden Zeit das ganze Becken der Zentralen Karakum mit den Verwitterungsprodukten der Gebirge aus, indem er seinen Lauf ständig zwischen dem Kopet Dag im Süden und der Transungus-Fläche im Norden verlegte. Der Ungus bildete zeitweilig das rechte Ufer der Ur-Amudarja (Abb. 5.0.2).

Diese alluvialen Schichten, die unter einem ariden Klima abgelagert wurden und durch den Wind eine teilweise Umlagerung erfuhren, bilden die jüngste Oberfläche und zwar die der Zentralen Karakum-Wüste; denn die letzte Transgression des Khvalynschen Meeres erfaßte nur den westlichen Teil bis zum Meridian von Kizyl-Arvat.

Gleichzeitig wurde durch die Delta-Ablagerungen der direkt vom Süden kommenden Flüsse Tedshen und Murgab der Amudarya-Unterlauf immer mehr nach Osten abgedrängt, bis schließlich die Amudarya in der zweiten Hälfte des Pleistozäns nach Norden zum Aralsee durchbrach, also den heutigen Verlauf annahm. Allerdings erfuhr das neue Deltagebiet wiederholt eine Verlagerung. Zeitweise mündete ein Delta-Arm in die heute ausgetrocknete Sarykamysh-Senke und füllte diese mit Wasser. Es

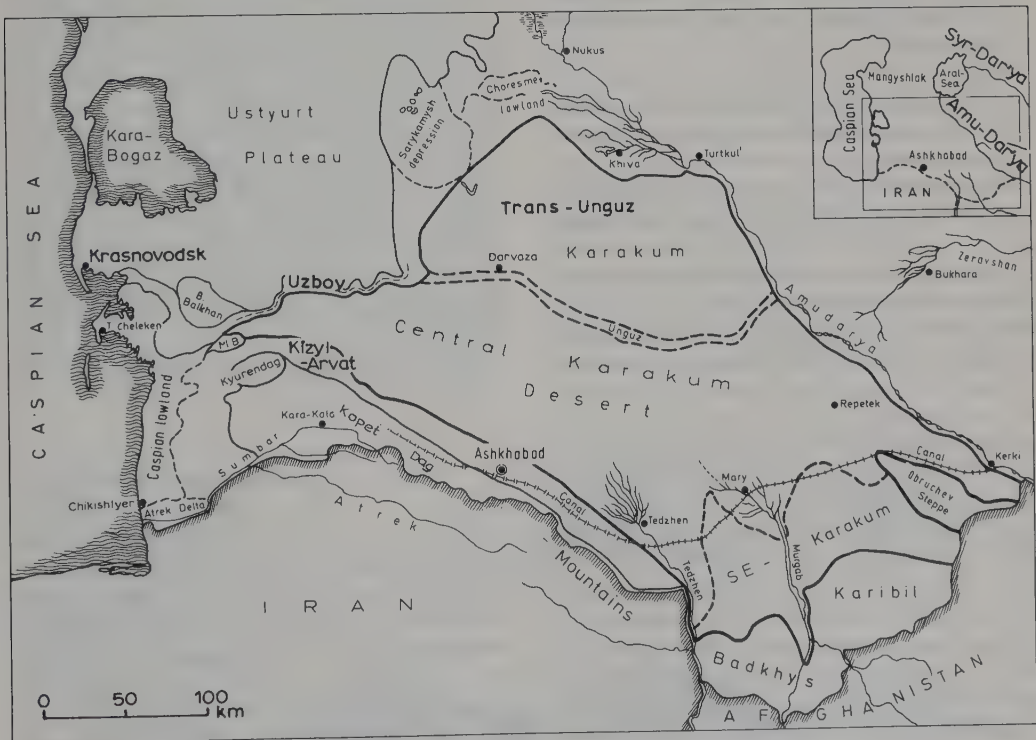


Abb. 5.0.2: Südlicher Turanischer Teil mit der Sandwüste Karakum (umrandet).

bildete sich ein Süßwassersee, der durch den Uzboi einen Abfluß zum Khvalynschen Meer erhielt. Der Wasserspiegel des letzteren lag beträchtlich über dem Spiegel des heutigen Kaspischen Meeres. Er sank jedoch in der darauffolgenden Zeit ständig ab, so daß der vom Kopet Dag kommende Atrek-Fluß im Südwesten des Gebiets ein weites Delta in das Kaspische Meer vorschob.

Durch die Ablagerungen im Delta-Gebiet der Amudarya wurde ihre Mündung später weiter nach Osten in den Aralsee verlegt. Infolgedessen trocknete die Sarykamysh-Senke bis auf einige Salzseen wieder aus und der Abfluß versiegte. Heute ist der Uzboi ein toter Fluß; die Seen in seinem Flußlauf sind keine Restseen, sondern abflußlose Senken, die seitlich vom Grundwasser aus gespeist werden und Salze anreichern.

Die jüngsten Reliefformen wurden in der Sandwüste durch den Wind gebildet. Trockene Sandflächen werden leicht ausgeweht, anstehende feste Sandschichten durch Sandgebläse abgetragen.

Das Turanische Becken wird durch zwei große Sandwüsten eingenommen:

1. die Kyzylkum (kyzyl, türkisch = rot und kum = Wüste) zwischen der Syr Darya und der Amu Darya
   und
2. die Karakum (kara, türkisch = schwarz), bei der die bewachsene Sandfläche eine dunkle Färbung hat.

Diese Wüste ist sehr genau erforscht und wird deshalb von uns besonders eingehend besprochen.

Die Isolierung der Turanischen Niederung im Tertiär vom übrigen Asien führte dazu, daß die Flora eigene Züge aufweist mit sehr vielen endemischen Arten und selbst Gattungen, die nur in diesem Gebiet vorkommen und oft dominant auftreten.

5.1 Klima

Die Turanische Niederung liegt in der Übergangszone zwischen den subtropischen Luftmassen des Arabisch-Südiranischen Gebiets und den kontinentalen gemäßigten Luftmassen im Norden und weist damit mediterrane Züge auf. Denn Mittelmeer-Zyklonen dringen so weit nach Osten vor und bringen im Winter Niederschläge mit einem Maximum im März. Die Sommermonate sind regenlos und heiß (Abb. 5.1.1).

Der Jahresniederschlag beträgt 80–100 mm und nur am Fuß des Kopet Dags um 200 mm. Die jährliche potentielle Evaporation liegt um 1500 mm, im Innern bei 2500 mm und nur an der Kaspi-Küste bei größerer Luftfeuchtigkeit um 1000 mm.

Die Gesamtstrahlung beträgt pro Jahr 543–585 $KJ \cdot cm^{-2}$ (im Dezember 5mal weniger als im Juli). Das sibirische Hoch stößt im Winter 12–23mal bis nach Mittelasien vor, das absolute Minimum erreicht deshalb −26 °C, aber Frost und Tauwetter wechseln ab, so daß im Gegensatz zu Kazakhstan keine dauernde Schneedecke liegen bleibt. Die Temperatur kann in kurzer Zeit um 25 °C fallen, was Frost mit starkem Schneefall bedingt. Spätfröste treten noch im April auf und gefährden die Baumwollkulturen. Etwas milder sind die Winter am Ufer des Kaspischen Meeres infolge der ausgleichenden Wirkung der großen Wasserfläche: Die Winter sind dort nicht so kalt, die Sommertemperaturen um 3–5 °C niedriger, aber dafür die Luftfeuchtigkeit selbst im August um 30–40% höher, was Schwüle bedeutet.

Der südwestliche Küstenbezirk mit dem

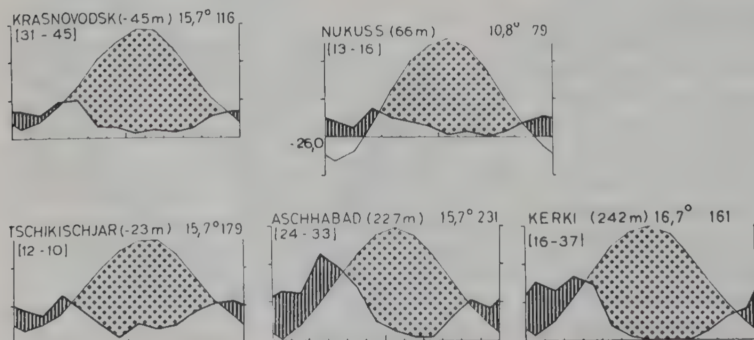


Abb. 5.1.1: Klimadiagramme (mit deutscher Transkription) aus den Randgebieten der Karakum: Krasnovodsk (am Kaspischen Meer), Nukus (im Amudarya-Delta, Chikishlyar (Atrek-Delta), Ashkhabad (am Kanal) und Kerki (am Fluß Amudarya, ganz rechts auf Abb. 5.0.2.

Atrek-Delta ist durch den Kopet Dag vor den NE-Winden im Winter geschützt und hat ein fast subtropisches Klima. Es können nicht nur Ölbäume, Feigen, Mandeln und Granatäpfel kultiviert werden, sondern sogar Dattelpalmen und *Citrus*-Arten, doch ist das absolute Minimum immer noch −10 °C.

5.2 Die Böden

Typische Bodenprofile können sich bei diesen Wüsten im Gegensatz zu den Subtropischen eher ausbilden und zwar unter Einwirkung des Wassers bei der Schneeschmelze im Frühjahr, aber auch weil infolge des kalten Winters der Abbau der organischen Substanz langsamer vor sich geht und es zu einer leichten Humusanreicherung kommt.

Die Bodentypen sind:

Dunkle Serozeme (= Seroburozeme) findet man auf anstehendem Gestein des Ustyurt-Plateaus mit steinigen oder kiesreichen oberen Horizonten (Humusgehalt 0,7–1,0%) und einer Verdichtung sowie Verbrackung in 5–15 cm Tiefe.

Helle Serozeme sind auf Lößflächen mit einer Ephemeren-Vegetation ausgebildet. Der Humusgehalt des oberen Horizontes ist mit 1,0–1,5% noch relativ hoch und im Frühjahr gut durchfeuchtet, aber im Sommer ganz trocken. Kalkausscheidungen als feine Fäden sind schon in den oberen Horizonten vorhanden, Gipskristalle erst in größeren Tiefen. Auf die Sandböden, die 80% der Fläche bedecken, ebenso wie auf die Takyrböden, die Solonchakböden mit einer Halophytenvegetation und die alluvialen Wiesenböden der Flußauen und der Deltagebiete kommen wir noch zurück. Die übrigen Böden sind, wie erwähnt, Rohböden, d. h. Syroseme.

5.3 Die Produzenten

Die Vegetation ist sehr verschieden, je nachdem welche Pedobiome in den einzelnen Wüstenteilen vorherrschen. Auf dem Ustyurt-Plateau dominiert der Biogeozönkomplex der Lithobiome, wir haben es mit einer Hamada-ähnlichen Wüste zu tun.

Es würde zu weit führen, auf die einzelnen Pflanzengesellschaften einzugehen, um so mehr, als sie ökophysiologisch nicht untersucht wurden. Es sei nur erwähnt, daß Übergänge zu *Artemisia maritima*-Halophyten-Gesellschaften vorkommen. Die an Pflanzen reicheren Gebiete werden beweidet, vor allen Dingen mit Karakulschafen. Eine wichtige Futterpflanze ist der einjährige *Ceratocarpus arenarius* (Chenop.), der bis zum Herbst durchhält und bis zu 500 kg · ha^{-1} an Trockenmasse erzeugt. Auf gipshaltigen Böden kommt diese Vegetation auch extrazonal außerhalb des Wüstenklimas vor.

Die besonders ausgedehnten Sandwüsten und die Auen der Amudarya werden wir noch ausführlich besprechen.

5.3.1 Halobiome oder Salzwüsten

Diese Halophytenvegetation findet man mehr lokal in feuchten Senken und um Salzseen. Unterschieden werden die Salzpfannen (Shory) und die Takyre.

Die Salzpfannen sind besonders extreme Biotope. Sie entstehen in abflußlosen Becken mit hohem Grundwasserstand. Die bis zur Bodenoberfläche kapillar aufsteigende Salzlösung bildet aufgeblähte Krusten, die neben NaCl auch Gips enthalten können. Die hohe Salzkonzentration im Zentrum der Salzpfanne verhindert jeden Pflanzenwuchs. Wenn sie weniger konzentriert ist, tritt am Rand als erster Pionier, auch hier wie in der Kaspischen Niederung, die polsterbildende Art *Halocnemum strobilaceum* mit bis zu 25% Deckung auf. Die Sprosse dieser ausdauernden Chenopodiacee erinnern an *Salicornia*. Um die kleinen Salzpfannen in einzelnen Senken der Karakum-Wüste mit hohem Grundwasserstand findet man folgende Zonation mit abnehmendem Salzgehalt des Bodens:

1) *Halocnemum strobilaceum,* 2) *Seidlitzia rosmarinus,* 3) *Halostachys caspica* mit *Limonium suffruticosum,* als Begleiter auch *Kalidium caspicum* und andere Chenopodiaceen oder auch das salzausscheidende Gras *Aeluropus litoralis.* Die Pflanzen können hereingeblasenen Sand auffangen und sitzen dann auf Sandhaufen (z. B. *Halocnemum*). Es bildet sich eine Nebka-Landschaft (Bd. 2). Den Salzgehalt einiger Halophyten zeigt Tabelle 5.1.

In der nächsten weniger verbrackten Zone dominieren *Suaeda*- und *Salsola*-Arten, auch *Petrosimonia.* Noch höher folgen *Anabasis salsa* und *Artemisia maritima.* Bis auf letztere sind es alles eu-halophile stamm- oder blattsukkulente Chenopodiaceen. Die Zonation ist in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Bodens meistens sehr ausgeprägt, Abb. 5.3.1.

Tab. 5.1: Gehalt an Na und Cl in % des TG verschiedener Organe und der Streu von 3 Halophyten (nach Bazilevich et al. 1972)

Pflanzenteil	*Halocnemum strobilaceum*		*Kalidium caspicum*		*Salsola turcomanica*	
	Na	Cl	Na	Cl	Na	Cl
Diesjährige Sproße	5,37	10,05	10,05	8,63	5,90	11,06
Ältere Sproße	2,08	1,68	1,46	1,28	–	–
Wurzeln	1,65	2,09	2,84	1,93	1,04	1,19
Streu	3,10	5,18	–	–	–	–

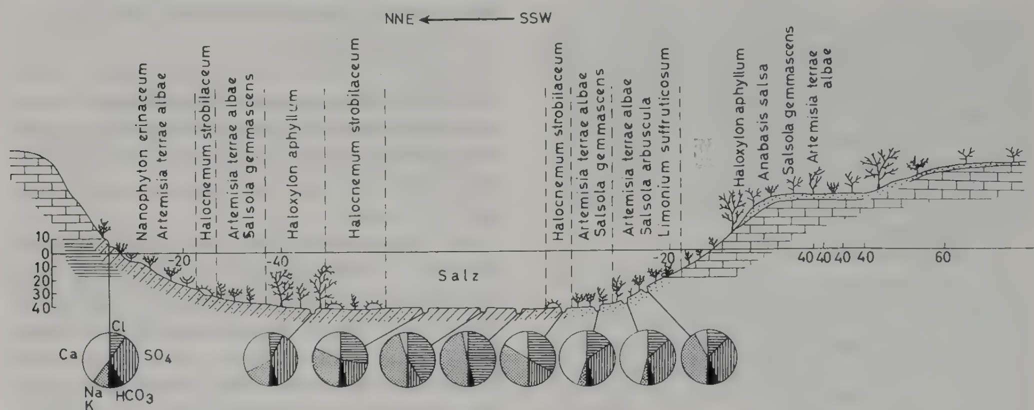


Abb. 5.3.1: Zonation um die Salzpfanne Kaunda in Mittelasien im Profil, 20fach überhöht (nach Viktorov, aus Walter 1968). Die Zahlen an der Null-Linie geben die Höhe der Oberfläche in m an. Die Kreise zeigen die prozentuale Zusammensetzung der wässerigen Bodenauszüge in den durch Grübchen gekennzeichneten Proben. Im Zentrum findet man nur NaCl, zur Peripherie steigt der Anteil der Sulfate und etwas auch der löslichen Karbonate an.

5.3.2 Takyre

Sie wurden erstmalig und besonders eingehend in Mittelasien untersucht. Sie bedecken kleine tonige und größere Flächen mit deluvialen Ablagerungen (Abb. 5.3.2).

Unter «Deluvium» versteht man die von eluvialen Flächen abgeschwemmten Verwitterungsprodukte, die nicht in den Senken als Alluvium abgelagert werden, sondern nach Regen durch Sturzbäche auf halbem Wege am Hang oder am Hangfuß abgelagerten Massen auf schwach geneigten Flächen, wo das Wasser in ariden Gebieten fächerförmig auseinanderläuft und verdunstet. Am Hang bleiben die Steine oder der Kies liegen, am Hangfuß werden Sand und schließlich die tonigen Teile abgelagert. Letztere bilden am Fuß des Kopet Dag die Takyre, wenn diese Ablagerung im Frühjahr sich mehrmals wiederholt, ebenso im Deltagebiet der Amu-Darya nach einem Hochwasser, wenn das Wasser längere Zeit auf einer ebenen Fläche stehenbleibt.

Die Verbreitung der Takyre im zentralen Mittelasien zeigt Abb. 5.3.3.

Das Wasser dringt kaum in den tonigen Boden ein, sondern verdunstet. Wenn der Boden austrocknet, bilden sich polygonale Risse, die sich bei der nächsten Überschwemmung durch Aufquellen der Tone wieder schließen. Auf diesen nur oberflächlich befeuchteten Flächen können sich keine homoiohydren bewurzelten Pflanzen ansiedeln, sondern nur poikilohydre Algen und Flechten. Solche Algengesellschaften (Deserti-Algeta) oder Flechtengesellschaften (Deserti-Licheneta) dürften die älteste Vegetation auf dem Lande noch in der vordevonischen Zeit gewesen sein, als es noch keine höheren Landpflanzen gab. Die Takyr-Vegetation wurde von Rodin (1954, 1956, 1961, 1963) eingehend untersucht. Zu den Algengesellschaften gehören 147 Algenarten, davon 92 Cyanophyta (32 *Phormidium* spp., *Microcoleus vaginatus* u. a.), 5 Xanthophyta, 12 Bacillariophyta (ausführliche Liste bei Gollerbakh et al. 1956). In stehenden Wasserlachen entwickeln sich vor allem *Zygnema* spp. Die Algen bilden einen Film

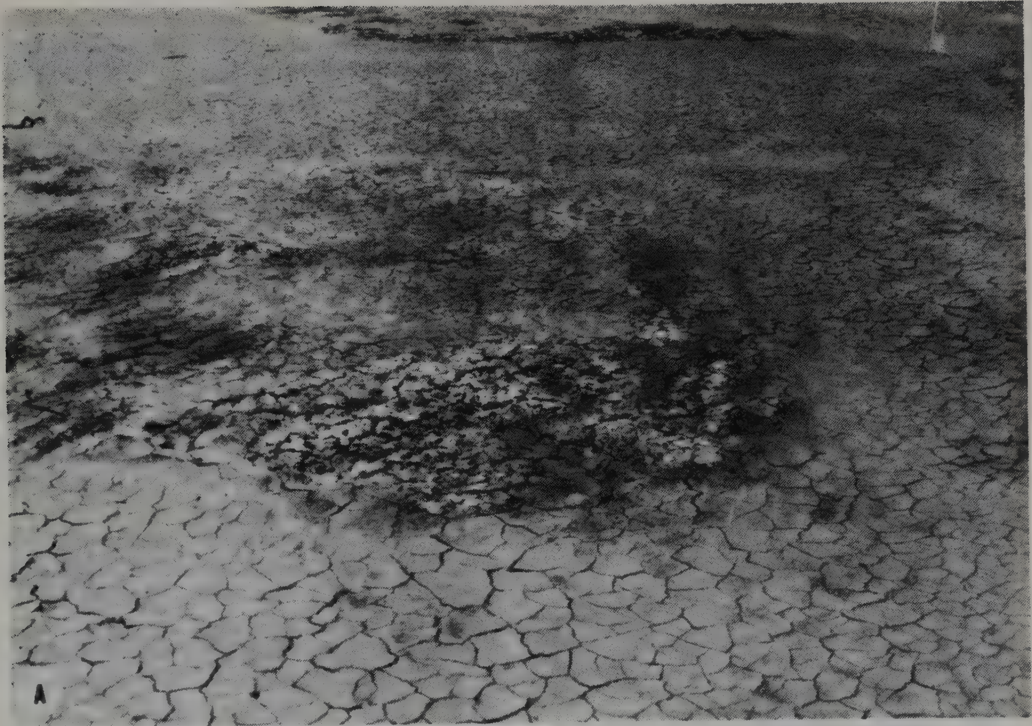


Abb. 5.3.2: Trockene Takyrfläche mit Algenkruste (Foto L. E. RODIN).

auf der Oberfläche. Die gebildete Trockenmasse erreicht 0,5–1,0 (bis 1,4) $t \cdot ha^{-1}$. Das Wachstum erfolgt auch nach Benetzung durch Regen. Alle Arten vertragen ein völliges Austrocknen oder überleben in Dauerstadien.

Auch die Mikrofauna trägt ephemeren Charakter und entwickelt sich in flachen, 5–10 cm tiefen Lachen, die sich durch das kaum merkbare Mikrorelief bilden. Sie erwärmen sich auf weit über 20 °C, was die Entwicklung namentlich der Cyanophyta sehr fördert. Durch den Verbrauch von CO_2 bei der Photosynthese wird das Wasser leicht alkalisch. Da diese Blaualgen Luftstickstoff assimilieren, ist der N-Gehalt der Trockensubstanz mit 4,5% hoch.

Auf den höheren Reliefteilen, die nicht überschwemmt, aber doch feucht werden, siedeln sich Flechten an: *Diploschistes albissimus, D. scruposus* und *Squamaria lentigera* zusammen mit *Collema-, Aspicilia-* und *Psora*-Arten. Auch ihre Phytomasse erreicht 0,5–1,0 $t\,TG \cdot ha^{-1}$.

Da sich bei jeder Überschwemmung die Sedimentation und der Verlauf der Wasserrinnen ändert, wechselt die Verteilung der Vegetation ständig. Als Destruenten spielen Bodenpilze die Hauptrolle, vor allem Dermatiaceae *(Stemphylium, Macrosporium, Alternaria, Cladosporium),* aber auch *Aspergillus,* seltener *Penicillium.* Dazu kommen Actinomyceten und Bakterien (LITVINOV 1956), *Stemphylium algophagum* tötet stellenweise die Algen ab.

Dort, wo das Wasser verdunstet, reichern sich Salze an, so daß Halophyten wie *Salsola* und *Suaeda* wachsen. Ihre Pfahlwurzeln dringen in den feuchten Ton ein, so daß der Boden tiefer durchfeuchtet wird und sich setzt, wobei die Senke tiefer wird. Auf diese Weise kann ein Takyr stellenweise bewachsen werden. Das wird durch Nager *(Allactaga elater),* der kleine Haufen aufwirft, gefördert. Ebenso werden verlassene Haufen von Termiten *(Hoditermes angerianus)* oder Ameisen (*Cataglyphis* spp.), ebenso wie die 3–10 cm hohen Tarantel (*Lycosa* spp.)-Kegel mit Krater, leichter durch Höhere Pflanzen besiedelt.

Beobachtungen über die Abflußmenge und die Bodenbefeuchtung in der Karakum sind in der Tabelle 5.2 (p. 238) zusammengefaßt.

In diesem Gebiet kommen nur kleinere Ta-



Abb. 5.3.3: Verbreitung der Takyre Turkmenistans (nach RODIN, aus WALTER-BOX 1983). 1 Algen-Takyre auf solonchackartigen Böden, 2 Flechten-Takyre auf ähnlichen Böden, 3 Takyre mit Sero-Burozem-Böden, 4 Flächen mit zerstreuten kleinen Takyren.

kyrflächen vor. Auf ihnen kann eine ökologische Reihe beobachtet werden, die oft eine Sukzession ist und als ein Beispiel für einen Biogeozönkomplex dienen kann:

Rohboden (Syrozem) mit Algen	→ Takyr-Serozeme mit Flechten	→ Typische Serozeme mit Ephemeren

Die Phytomasse und deren chemische Zusammensetzung für die drei Stadien bringt Tab. 5.3.

5.3.3 Die Ephemeren-Wüste

Diese ist auf Lößablagerungen für den Nordfußhang des Kopet Dag mit hellen Serozem-Böden und für weitere Gebiete Mittelasiens besonders typisch (Abb. 5.3.4 bis 5.3.6).

Die Hauptarten auf diesen nur im Frühjahr befeuchteten Böden sind *Poa bulbosa* und *Carex pachystylis*; dazu kommen viele annuelle Ephemeren (*Holosteum, Erodium, Arenaria, Papaver, Delphinium, Nigella, Capsella, Erophila, Bromus* usw.) oder Ephemeroiden (*Ranunculus severzovii* mit weiß behaarten Blättern und Rhizomen, *Eranthis, Allium* u. a.). Die Vegetationszeit ist kurz und in einzelnen Jahren verschieden lang. In guten Regenjahren werden die Pflanzen 10–20 cm hoch, in schlechten sind es 1–2 cm kleine Zwerge.

Die Ephemeren-Wüste kann nur 3 Monate als Weide dienen, mit einer Produktion von 0,5–2,5 t · ha^{-1} an Trockenmasse. Im Sommer ist sie vollkommen tot.

Die Wurzeln reichen kaum über 20 cm in die Tiefe, denn nur die oberen Bodenschichten bleiben im Frühjahr längere Zeit feucht, weil die Feldkapazität von Löß, aber auch der Welkepunkt relativ hoch sind.

Tab. 5.2: Abflußmengen und Bodenbefeuchtung einer 1200 m^2 großen Takyrfläche in der Karakum (aus BOGDANOV 1954)

Tag	Niederschlag (mm)	ursprüngliche Oberflächenbeschaffenheit	Abfluß nach Regen (mm)	Wasserschichttiefe (mm)	Abflußmenge (m^3)	Tiefe der Bodendurchfeuchtung (cm)	vom Boden aufgenommene Wassermenge (mm)
13. März	1,9	trocken		kein Abfluß		1,5	–
20. März	3,6	trocken	3,0	0,13	0,16	4	0,47
21. März	8,8	naß	2,8	4,0	4,8	6	2,0
17. April	15,7	trocken	2,9	9,6	11,6	9	3,2
18. April	2,7	naß		kein Abfluß		–	–

Tab. 5.3: Biomasse und chemische Zusammensetzung der Takyrvegetation (nach RODIN 1954)

Zone	Gesamte organische Masse (TG) (Phytomasse) (kg ha^{-1})	Jährlich abgebaute organische Masse (kg ha^{-1})	Stickstoffgehalt der abgebauten organischen Masse (kg ha^{-1})	Aschengehalt (kg ha^{-1})
I Tiefliegende Flächen mit Tonen, Salzböden und wenig Ephemeren	100	100	1,5	6–7
II Erhöhte Flächen mit Bodenalgen oder Bodenflechten, wenig Ephemeren	300	300	9–10	20–22
III a Einzelne Flecken mit ephemerer Vegetation (Übergangszone)	1200–1600	1200–1600	20–30	90–140
b *Artemisia*-Halbwüste mit Ephemeren auf Serozem	12000	10000	90	475

5.3.4 Die Sandwüste der Zentralen Karakum

Allgemeines und Hydrographie der Karakum

Die Sandwüste ist besonders eingehend untersucht worden. Denn in ihr wurde 1912 die Versuchsstation Repetek gegründet und zwar an der ersten Bahnstrecke von Krasnovodsk (am Kaspischen Meer) über Ashkhabad nach Bukhara und Samarkand. Die ökologischen Arbeiten werden noch heute nach über 70 Jahren fortgesetzt. Es ist deshalb verständlich, daß es sich bei der Karakum um *die ökologisch am besten untersuchte Wüste der Welt* handelt und wir in der Lage sind, an diesem Beispiel die ökologische Gliederung eines Bioms bis zu den kleinen ökologischen Einheiten zu beschreiben.

Sie gehört im Rahmen des Zonobioms VII zum Subzonobiom VII (r III) der gemäßigten Wüsten, zur Biomgruppe der Mittelasiatischen oder Turanischen Wüsten und innerhalb derselben zum Biom-Komplex der Sandwüsten zusammen mit der weniger genau erforschten Kyzylkum.

Die Karakum-Wüste nimmt eine Fläche von 350000 km^2 ein (Abb. 5.0.2).

Die Ergebnisse der langjährigen Untersuchungen wurden in verschiedenen Werken zusammengefaßt (alle in Russisch): KUNIN, V. N. (Hg.), 1955: Beschreibung des Karakum-Ge-



Abb. 5.3.4: Ephemeren-Wüste auf lehmigen Böden in SW-Turkmenistan im Frühjahr (Foto M. P. PETROV).



Abb. 5.3.5: Vegetationsprofil durch die Ephemerenwüste zur Zeit der Hauptblüte. Ephemeren und Ephemeroide nur in den obersten Bodenschichten wurzelnd, die im Sommer völlig austrocknen (nach Korovin 1961/62).



Abb. 5.3.6: Ephemeren-Wüste auf den mit Löß bedeckten Hängen der Vorgebirge mit etwas Regen auch im Sommer und deshalb mit einigen ausdauernden Arten (nach Korovin 1961/62).
1 *Carex pachystylis*, 2 *Poa bulbosa* var. *vivipara*, 3 *Ranunculus pinnatisectus*, 4 *Scaligeria allioides* (Umbell.), 5 *Haplophyllum perforatum* (Rutaceae), 6 *Phlomis thapsoides* (Lamiaceae), 7 *Ixiolirion tataricum* (Amaryllidaceae), 8 *Gentiana olivieri* und *Eremostachys labiosa* (Lam.).

biets, 407 pp., Moskau; Korovin, 1961/62: Die Vegetation Mittelasiens und Südkazakhstans, Bd. 1, 452 pp.; Bd. 2, 577 pp., 2. Aufl. Tashkent; Kunin, V. N., 1969: Sovjetunion (Turkmenistan), 277 pp., Moskau; Rodin, L. E., 1953, 1956, 1961, 1963 (zusammen 900 pp.) und in vielen Arbeiten anderer Autoren.

Die geologische Geschichte des Gebietes hatten wir bereits kurz gestreift. Einen beherrschenden Einfluß auf die Karakum übt auch heute noch der große Strom Amudarya (Länge 2600 km, Einzugsgebiet 465 000 km^2) aus.

Das Quellgebiet ist der Vrewski-Gletscher in 5000 m NN (südlicher Pamir). Dort trägt der Fluß zunächst den Namen Pandsh (Panj) und erhält die Bezeichnung Amudarya erst nach dem Zusammenfluß mit dem Wakhch, der aus dem westlichen Pamir kommt. Pandsh und Wakhch steuern 80% des Gesamtabflusses bei. Aus dem Einzugsgebiet sind 400 Gletscher und große Firnfelder bekannt.

Dort, wo die Amudarya bei Kerki die Karakum erreicht, hat sie eine mittlere Wasserführung von 2000 $m^3 \cdot sec^{-1}$ (bei Hochwasser 6000–8000 $m^3 \cdot sec^{-1}$). Die mittlere Breite des Flusses ist 1–1,5 km, bei Hochwasser 3 km. Während sie an der NE-Grenze der Karakum fließt, verliert sie einen großen Teil ihres Wassers durch die Infiltration in das Grundwasser. Dieses bildet einen unterirdischen See unter der gesamten Karakum und strömt langsam zum Kaspischen Meer, gibt jedoch an dieses kaum Wasser ab. Der größte Wasserverlust der Amudarya

kommt aber durch die großen Bewässerungsflächen im Unterlauf und im Deltagebiet zustande, so daß heute sehr wenig Wasser in den Aralsee gelangt, der immer rascher austrocknet.

Das Hochwasser der Amudarya dauert mit einer Reihe von Gipfeln 4–5 Monate. Das Fallen beginnt Ende Juli, der tiefste Stand wird im Januar erreicht, wenn der Fluß sogar Wasser aus dem Grundwasser erhält. Der Fluß verfrachtet bis Kerki eine feste Masse von 200 Millionen Tonnen im Jahr, die auf den bewässerten Flächen und im Deltagebiet abgelagert werden.

Der zweitgrößte Fluß im Südosten der Karakum ist der Murgab mit einem Hochwasser im Frühjahr, wenn im Quellgebiet der Schnee taut. Dazu kommt im Süden der Tedzhen-Fluß (Länge 1100 km), dessen Quellgebiet im Afghanischen Gebirgsland liegt. Das Wasser dieser beiden Flüsse wird, soweit es nicht für Bewässerungszwecke verbraucht wird, z. T. dem Karakum-Grundwasser zugeführt.

Filtration aus dem Bett der Amudarya	150
Regenwasserversickerung im Barchanengebiet	30
Unterirdischer Zufluß vom Kopet Dag	20
Filtration aus dem Murghab	17
Filtration aus dem Tedzhen	4
Versickerung von Anhöhen oder Takyren	1
Gesamter Zufluß zum Grundwasser im Mittel	222

Dem steht eine Verlustrechnung gegenüber, die noch viel weniger gesichert ist, aber einen gewissen Anhaltspunkt gibt:

Verdunstung von nassen Salzpfannen	165
Grundwasserverluste durch die Transpiration der Pflanzen	57
Gesamte Verluste des Grundwassers an die Atmosphäre	222

Die genaue Kenntnis der hydrologischen Verhältnisse erlaubt es, eine Wasserbilanz der Gesamt-Karakum auf Grund von vielen Einzelmessungen und Beobachtungen in großen Zügen aufzustellen. Die Karakum ist keine wasserarme Wüste, denn der durchgehende Grundwasserspiegel in relativ geringer Tiefe erlaubt es, überall Wasser zu erhalten, das allerdings etwas salzig ist, auf dem jedoch Linsen mit Süßwasser schwimmen. Letztere werden unter Sanddünen von den Niederschlägen gespeist und können durch Brunnen erschlossen werden. Die Wassermenge, die auf die Karakum mit einer Fläche von 350 000 km^2 fällt, beträgt bei einem mittleren Jahresniederschlag von 100 mm insgesamt 35 km^3. Davon geht ein Teil durch Verdunstung von der Bodenoberfläche, wenn diese feucht ist, verloren oder durch die Transpiration der Pflanzen; ein Teil versickert jedoch im Sand der vegetationslosen Dünen und erreicht das Grundwasser. Man berechnet diese Zufuhr zum Grundwasser mit $30\,m^3 \cdot sec^{-1}$. Die ungefähre Wasserbilanz sieht folgendermaßen aus (KUNIN 1955), alle Werte in $m^3 \cdot sec^{-1}$ (rechts oben).

Nach dieser ganz groben Bilanz würden dem Kaspischen Meer keine nennenswerten Mengen an Grundwasser zugeführt, was nach allen Beobachtungen und Erfahrungen sehr wahrscheinlich ist.

Die wechselnden alluvialen Gesteine sind verschieden wasserdurchlässig. Im allgemeinen bewegt sich jedoch das Grundwasser äußerst langsam von Osten nach Westen, wobei dort, wo das Grundwasser weniger als 1 m unter der Bodenoberfläche liegt, Verluste durch kapillaren Aufstieg und Verdunstung eintreten. Die Wurzeln der Pflanzen können unter bestimmten Bedingungen das Grundwasser zuweilen noch in 5–10 m Tiefe mit ihren Wurzeln erreichen und es durch die Transpiration der Sprosse an die Atmosphäre abgeben.

Da die Flußsedimente unter ariden Bedingungen abgelagert wurden, konnten sich vorübergehend immer wieder kleine oder größere Salzseen bilden, die z. T. austrockneten und zugeschüttet wurden. Deshalb sind in den lockeren Gesteinen wechselnde Mengen von verschiedenen Salzen eingeschlossen, unter denen meist $NaCl$ und Na_2SO_4 überwiegen. Das Grundwasser löst bei seiner Fortbewegung diese Salze auf, so daß es einen gewissen Salzgehalt aufweist, der jedoch quantitativ und qualitativ lokal sehr verschieden ist. Eine Durchmischung der einzelnen sich im Boden bewegenden Grundwasserströme erfolgt nicht oder nur im geringen Grade. Infolgedessen ist der Salzgehalt des Wassers aus einzelnen Brunnen sehr unterschiedlich und nicht voraussagbar. Dasselbe gilt auch für erbohrtes Wasser.

Durch hohen Salzgehalt zeichnen sich die Brunnen um Salzpfannen aus; denn das auf diesen durch Verdunstung an der Oberfläche angereicherte Salz wird im Frühjahr, wenn die Salzpfannen sich mit Wasser füllen, aufgelöst und

durch Versickerung in den Boden dem Grundwasser zugeführt. Andererseits ist, wie bereits betont, das Grundwasser unter Barkhanenfeldern immer sehr salzarm und deshalb gutes Trinkwasser.

50–70% der Regen fallen im Karakum-Gebiet in den 2–3 Frühjahrsmonaten. Sie versickern vollständig in den lockeren Sand der Barkhane; nur ein kleiner Teil des Wassers verdunstet von der feuchten Sandoberfläche, ein anderer wird kapillar als Haftwasser von den Sandkörnern festgehalten, der größte Teil jedoch sinkt der Schwere folgend bis zum Grundwasser und sammelt sich deshalb in Form einer Linse auf dessen Oberfläche. Die Süßwasserlinse ist asymmetrisch; sie wölbt sich nur wenig über den Grundwasserspiegel empor, dagegen tief in das Grundwasser hinein – ähnlich wie ein Eisberg kaum über den Wasserspiegel hinausragt. Eine Vermischung mit dem salzigen Grundwasser findet nur in geringem Maße statt.

Diese Süßwasserlinsen können durch Brunnen oder Bohrlöcher erschlossen werden. Erfolgt die Wasserentnahme zu rasch, so kann salziges Grundwasser in die Bohrlöcher nachfließen.

Die Bildung von Süßwasserlinsen wird dadurch begünstigt, daß die Pflanzendecke durch den Viehtritt bei starker Überbeweidung ganz zerstört wird und offene Sandflächen mit kleinen Dünen entstehen.

Es werden aber auch von der Bevölkerung bewußt *künstliche Süßwasserlinsen* erzeugt und zwar auf größeren Takyrflächen. Das Wasser bleibt als dünne Schicht über dem undurchlässigen Ton stehen und verdunstet; eine Wasserspeicherung im Boden erfolgt nicht (p. 236). Unter der Tonschicht der Takyre befinden sich meist Sandschichten. Wenn man die Tonschicht künstlich durchbricht, dann kann das Wasser in diese eindringen und gespeichert werden.

Um das in größerem Ausmaße zu erreichen, wird das über die Takyrfläche in breiter Schicht fließende Wasser durch ganz seichte Gräben (mit niedrigen Wällen auf der Hangseite) zur tiefsten Stelle der Takyrfläche geleitet, dort eine künstliche größere Vertiefung angelegt mit in mehreren Kreisen angeordneten Brunnen, die man bis in die Sandschicht hinein aushebt. Das während der Regenzeit in der Vertiefung angesammelte Wasser wird von den Brunnen verschluckt und dringt vom Brunnenschacht aus seitlich über dem salzigen Grundwasser in den Sand ein, somit eine vor Verdunstung geschützte Süßwasserlinse bildend. Während der Dürrezeit kann man dieses Süßwasser für Trink- und Tränkzwecke, evtl. auch für kleine Gemüsegärten verwenden, indem man es durch dieselben Brunnen wieder gewinnt.

Bildet sich über der Takyrfläche während der Regenzeit eine Wasserschicht von 10 mm, so entspricht das einer Wassermenge von 10 000 m^3 an salzarmem Wasser pro km^2, die durch die Brunnen gespeichert werden kann. Da ein Karakulschaf im Jahr nur 1,5 m^3 an Wasser braucht, so genügt ein solcher Wasservorrat für eine Herde von 6000 Schafen. In der bewachsenen Sandwüste benötigt man für jedes Schaf eine Weidefläche von etwa 6 ha, d. h. daß man durch eine Wasserstelle, in der 10 000 m^3 Wasser gespeichert werden, 36 000 ha an Weideland erschließen kann. Dabei sollte die Wassersammelstelle eines Takyrs möglichst frei von Pflanzen gehalten werden. Denn um jede größere Pflanze sammelt sich eine Sanddüne, die den Abfluß des Wassers zu den Brunnen erschwert und außerdem Verluste durch Transpiration erzeugt.

Die unter dem Brunnen gebildete Süßwasserlinse wird durch die Bewegung des Grundwassers etwas verlagert, doch handelt es sich nur um wenige Meter pro Jahr. Ist das Sandvolumen über dem Grundwasser nur gering, z. B. wenn der Grundwasserspiegel in einer Tiefe von 3–4 m liegt, so werden die Brunnen zum Sammeln in einer Reihe angelegt und das Wasser zuerst zum ersten Brunnen geleitet, wenn dieser gefüllt ist zum zweiten usw. Ebenso wird später während der Dürrezeit ein Brunnen nach dem anderen ausgenutzt, solange er brauchbares Wasser liefert. Im einzelnen ist stets eine Anpassung an die besonderen lokalen Verhältnisse notwendig.

Unter den bewachsenen Sandflächen findet keine Ansammlung von süßem Grundwasser statt. Ihre Oberfläche ist etwas verdichtet, die oberen leicht humushaltigen Sandschichten besitzen eine größere Feldkapazität, halten also mehr Wasser zurück, was für die Pflanzen günstig ist. Zwar gibt es Jahre mit besonders hohen Niederschlägen, aber in solchen Jahren entwickelt sich die Ephemerenvegetation sehr üppig und die ausdauernden Arten bilden stärkere Triebe aus, so daß der Wasserverbrauch ebenfalls ansteigt. Wenn doch noch ein gewisser Wasserüberschuß verbleibt, so wird dieser den Haftwasservorrat der tieferen Schichten auffüllen, der dann in trockenen Jahren den tiefwurzelnden holzigen Arten zur Verfügung steht.

Eine auffallende Erscheinung an der Nord-

westgrenze des Karakum-Gebiets ist das Vorhandensein von *Süßwasserseen* im Tal des westlichen Uzboi, in dem man sonst nur bitter-salzige Seen findet. Die Ufer dieser Salzseen sind wüstenhaft, nur wenige Hygro-Halophyten vermögen sich an ihrem Rande zu halten. Bei diesen Seen handelt es sich um stehendes Grundwasser, das an die Oberfläche tritt und verdunstet. Durch nachfließendes Grundwasser wird das Niveau in den Seen konstant gehalten, aber die Salzkonzentration steigt in ihnen an. Am Uferrand bleibt der Boden durch kapillar nachgesaugtes Wasser feucht, wobei sich dort, wo das letzte Wasser verdunstet, eine weiße Salzkruste bildet.

Komplizierter sind die Verhältnisse bei den Süßwasserseen, an deren Rand Schilf, Tamarisken und Pappeln wachsen. Diese Seen findet man in den Tälern der früheren Nebenflüsse des Uzboi. Sie erstrecken sich oft über 10 und mehr Kilometer und werden ebenfalls vom Grundwasser gespeist, aber nicht vom salzigen Grundwasser der Karakum-Seite. Da die Seen unweit des Ustyurt-Abfalls und des Großen Balkhans liegen, so ist anzunehmen, daß die etwas höheren Niederschläge, die im Gebirge fallen, durch Klüfte den Süßwasserseen zugeführt werden. Ebenso fließt aus ihnen ober- oder unterirdisch etwas Wasser ins Uzboi-Tal ab. Es handelt sich bei diesen Seen also nicht um stehendes, sondern um langsam fließendes Wasser. Obgleich man mit einer Verdunstung von etwa 2 m pro Jahr rechnen muß, so ist doch stets ein gewisser Abfluß vorhanden, wodurch ein Anstieg der Salzkonzentration verhindert wird.

Relativ gut mit Wasser versorgt ist im Süden die dem Kopet Dag vorgelagerte Niederung. Am Fuße des Gebirges sind zahlreiche *Quellen* vorhanden. Wasser kann auch aus den Schuttfächern durch Kaïre gewonnen werden. Die anstehenden Gesteine des Gebirges sind stark zerklüftete Kalke der Unteren Kreide, in die das Regenwasser leicht eindringt und die Quellen am Gebirgsfuß speist. Viele kleine und größere Oasen sind seit langem hier verstreut.

Scheinbar ungünstiger werden die Verhältnisse westlich von Kizyl-Arvat. Dort stehen lehmige Schichten an, in die der Regen schwer eindringt. Die Landschaft trägt *«Badland»*-Charakter, eine Vegetationsdecke fehlt. Zahlreiche kleine Erosionsrinnen zerfurchen die Hänge der kegelförmigen Berge. Im Gegensatz zu einer weit verbreiteten Meinung, *werden solche Hänge kaum erodiert.* Die Lehmoberfläche erweist sich gegen Erosion als sehr widerstandsfähig. Das Regenwasser fließt oberflächlich ab, ist nur etwas durch Lehm getrübt und versickert erst in der Ebene. Deswegen zeichnet sich das benachbarte Karakum-Gebiet durch besonders große Süßwasserlinsen über dem Grundwasser aus. Die Vegetationslosigkeit der Hänge erhöht den Abfluß erheblich. Diese Landschaft leidet somit nicht unter Wassermangel.

In neuester Zeit wird eine bessere Ausnutzung des Wassers durch zahlreiche Staudämme erreicht. Die Nutzung des Grundwassers sollte möglichst direkt am Gebirgsrand erfolgen, solange es sich noch nicht mit dem salzhaltigen Grundwasser der Karakum-Niederung vermischt hat.

Es gibt im Karakum-Gebiet auch sehr tiefe Grundwasserströme mit gespanntem Wasser; doch spielen artesische Brunnen bis jetzt noch keine größere Rolle. Viel wichtiger ist für die Erschließung des Landes der große Karakum-Kanal, der etwa in der Richtung der ursprünglichen Ur-Amudarja am Fuße der südlichen Gebirge verläuft und immer noch weiter ausgebaut wird.

Der Kanal benutzt für die ersten 37 km den erweiterten Bosaga-Kerki-Kanal, dann vereinigt er sich nach weiteren 9 km mit dem Kelif-Uzboi, der ein altes Bett des afghanischen Flusses Balach ist, und verläuft die weiteren 80 km in diesem, wobei ein Stausee mit einem Volumen von 350 Millionen m^3 entstand. Darauf wird ein Abschnitt der Karakum-Wüste durchquert und das Delta des Murgab bei der Eisenbahnstation Sachnet erreicht. Der Kanal verläuft weiter über Mary zur Stadt Tedzhen und wird dort über den gleichnamigen Fluß geleitet. Bis zu diesem Punkt beträgt die Länge des Kanals schon 600 km.

Die Wassereinleitung in den Kanal aus der Amudarja erfolgt ohne Staudamm. Die maximale Wasserentnahme beträgt $300 m \cdot sec^{-1}$.

Auf der sandig-lehmigen Ebene der Obrutschev-Steppe dient die neue Oase der Futtergewinnung zur Förderung einer intensiven Rinderhaltung. Die Bewässerung im Deltagebiet des Murgab und des Tedzhen ermöglicht eine bessere Ausnutzung der bewässerten Flächen, weil die Amudarja im Sommer Hochwasser führt, d. h. zu einer Zeit, wenn der Murgab und Tedzhen ihren Tiefstand haben. Der Kanal garantiert die Trinkwasserversorgung und dient auch dem Gütertransport auf dem Wasserwege. Das gleiche gilt auch für die weiteren Abschnitte

entlang des Kopet Dag. Eine Gefahr bedeutet die Versalzung durch Sickerwasser aus dem Kanal.

Das Klima der Karakum

Das Großklima wurde bereits besprochen. Die Klimadiagramme auf Abb. 5.1.1 gelten für Stationen, die direkt am Rand um die Karakum liegen. Die Mittelwerte von 50 Jahren für die Versuchsstation Repetek gehen aus Abb. 5.3.7 hervor, ebenso die Variationskurve der Jahresniederschläge und die mittleren absoluten Maxima und Minima der Temperatur für die einzelnen Monate.

Außerdem zeigt das Klimatogramm für die Jahre 1965–1972, daß einzelne Jahre (1968/69) mit sehr hohen Winterniederschlägen (bis über 200 mm) vorkommen; durch sie werden die in den tieferen Sandschichten gespeicherten Süßwasser-Reserven immer wieder aufgefüllt.

Die warme Jahreszeit (mit Tagesmittel über 5 °C) dauert von Februar bis Anfang Dezember, die heiße (Tagesmittel über 29 °C) von Ende April bis Ende Oktober. Das absolute Maximum ist 50 °C, das absolute Minimum −31 °C, die mittleren Tagesschwankungen der Temperatur betragen 20–25 °C, die mittlere Zahl der Regentage ist 32. Im Jahr 1917 fielen nur 24,3 mm, 1953 dagegen 230 mm an Niederschlägen. Nebel, Tau oder Rauhreif werden an 40–50 Tagen registriert, spielen jedoch ökologisch keine Rolle.

Die Gesamtstrahlung beträgt 672 kJ $\cdot cm^{-2} \cdot a^{-1}$ (davon ⅓ als diffuse Strahlung). Die Rückstrahlung (Albedo) für unbewachsenen Sand macht 25–26%, für bewachsenen 20–22% der Gesamtstrahlung aus. Das Mikroklima in Bodennähe ist um die Mittagszeit bedeutend heißer.

Die Böden

In diesem Psammobiom handelt es sich um Sandböden, die häufig beweglich sind, dabei bilden sich folgende Dünentypen:

1. kleine Haufendünnen (Nebkas) um Hindernisse (z. B. Sträucher) herum.
2. Einzelbarkhane oder Sicheldünen, die vom Wind über 100 m pro Jahr fortbewegt werden; sie sind wenig geneigt (12 bis 15 °) auf der Luvseite und steil (30–35 °) auf der Leeseite.
3. Barkhanen-Felder mit großen Sandmassen, die deshalb kaum wandern, aber bei Wind aus wechselnden Windrichtungen ständig ihren Kamm hin und her bewegen.
4. Barkhan-Ketten, die sich vor allem in Gebieten mit lockerem Sandstein bilden, wobei sich die Barkhane seitlich berühren, so daß sich ein langer wellenförmiger Kamm senkrecht zur Windrichtung bildet. Solche Ketten bewegen sich bei Winden aus gleicher Richtung um

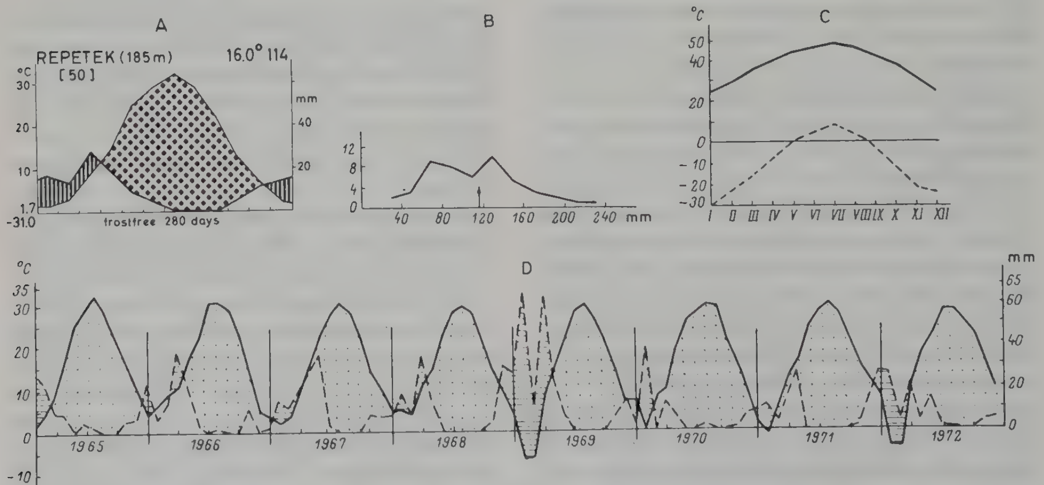


Abb. 5.3.7: Klimadaten für die Station Repetek (Karakum) für die Jahre 1913–1917 und 1926–1970 (nach Rodin, aus Walter und Box 1983).
A = Klimadiagramm, B = Variationskurve der Niederschläge (Pfeil = mittlerer Jahresniederschlag), C = Absolute mittlere Monatsmaxima und -minima der Temperatur in den Jahren 1951–1972, D = 8jähriges Klimatogramm mit den hohen Winterniederschlägen 1968/69 mit über 200 mm.

5–15 m jährlich fort und können ganze Siedlungen und Bahntrassen zuschütten.

5. Sandrücken, die in der Karakum besonders weit verbreitet sind. Ihre Länge ist 10–100mal größer als die Breite, absolut von 100 bis einige Kilometer lang und 5–60 Meter breit. Die Ausrichtung ist meist von Nord nach Süd. Der Sand ist fest, die Rücken unbeweglich; sie sind bewachsen, doch kann der Wind sie lokal ausblasen und Barkhane bilden. Es verbleiben dann Sandhügel, so daß eine Landschaft mit Sandrükken und -hügeln entsteht.

Die Fortbewegung der Sandkörner durch den Wind hängt von der Korngröße ab: Bei einem Korndurchmesser von 0,5–1 mm gleiten oder rollen die Sandkörner, bei 0,25–0,5 mm hüpfen oder springen sie, bei 0,05–0,25 mm werden sie ohne Kontakt mit dem Boden fortgeblasen. Auch die Ausbildung der Rippeln am Boden hängt von der Korngröße ab – sie vergrößern sich mit der Korngröße. In der Karakum sind die Rippeln 0,5–3 cm hoch und 6–20 cm voneinander entfernt, bei gröberem Sand 8–10 cm hoch und 40 cm entfernt. Die Windrichtung in der Karakum wird durch das Pamiro-Alay-Gebirgssystem bestimmt – im Sommer von NW zum Gebirge und im Winter von SE vom Gebirge. Deswegen pendeln die Barkhane bei Kerki hin und her mit einer Fortbewegung von 4–4,7 m nach NW.

Chemisch bestehen die Sande zu 50% aus SiO_2, zu 10% aus Feldspat und zu 4% aus Calcit mit viel Glimmer u. a. Von der Gesamtfläche der Karakum sind 80% bewachsen, 5–10% nur wenig bewachsen oder vegetationslos (der Sand in Bewegung), der Rest besteht aus Takyren oder Salzpfannen, die inselförmig in Senken zerstreut sind; denn der Wind kann den Sand nur solange wegblasen, bis die vom Grundwasser befeuchteten Schichten erreicht sind und sich an der Oberfläche eine Salzkruste bildet.

Sehr eingehende Untersuchungen des Wasserhaushalts der Sandböden auf den Dünenrükken und den Dünentälern führten DEDKOV und GUNIN (in NECHAYEVA et al. 1978) durch. Sie bestätigten, daß die Wüstenvegetation auch im Sommer relativ gut mit Wasser versorgt wird.

Die Produzenten

Die Flora der Karakum weist 350 Arten auf, von denen 56% Endemiten sind. Kaum in einer anderen Wüste findet man so viele eigenartige Pflanzen und sogar Bäume, auf deren Entwicklung und Ökologie wir deshalb eingehen müssen:



Abb. 5.3.8: *Ammodendron conollyi:* 1 kleines Bäumchen mit Wurzelsystem 10 Jahre alt, 2 2jährige Pflanze, 3 einjährige Pflanze, 4 Sproßverzweigung (nach PETROV, aus WALTER 1976).

a) *Bäume* mit deutlich ausgebildetem Stamm:

Ammodendron conollyi (Leg.) – die Sandakazie – ist ein wichtiger Baum auf leicht beweglichen Sanden. Er wird 4–9 m hoch, sein Stamm 1–3 m (∅ 6–30 cm). Jährlich sterben die oberen Teile der Seitenzweige 2.–6. Ordnung ab und werden durch neue aus Erneuerungsknospen ersetzt. Die silbrigen Fiederblätter sind auf ein Fiederpaar reduziert, dessen Blättchen 30 mm lang und 3 mm breit sind; das Rhachisende verdornt. Langtriebe 1.–3. Ordnung werden nur in günstigen Jahren gebildet, sie erreichen 150 cm Länge und formen die Krone. Aus schlafenden Knospen können lange Stockausschläge gebildet werden. Die schönen Blütentrauben sind rotviolett.

Die Ausbildung des Wurzelsystems ist aus Abb. 5.3.8 zu ersehen. Während beim einjährigen Keimling der Sproß nur 10–20 cm hoch wird, dringt die Wurzel 70–100 cm tief in den Boden ein; im zweiten Jahr verlängert sie sich nur bis 120 cm, bildet aber lange, flachstreichende horizontale Seitenwurzeln aus, die die Pflanze nach jedem Niederschlag mit Wasser versorgen. Die Hauptwurzel reicht selbst bei alten Pflanzen nicht tiefer als 3 m. Die Bäume werden 50 Jahre alt.

In den lichten Beständen der Sandakazie findet man etwa 75 Bäume ha^{-1}, wobei die oberirdische Phytomasse $0{,}57\,t \cdot ha^{-1}$ ausmacht. Der Altersaufbau eines solchen Bestandes ist folgender:

Alter in Jahren	1	2	3–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–30	>30	tote
Stammzahl in %	6	2	11	18	9	6	3	2	1	42

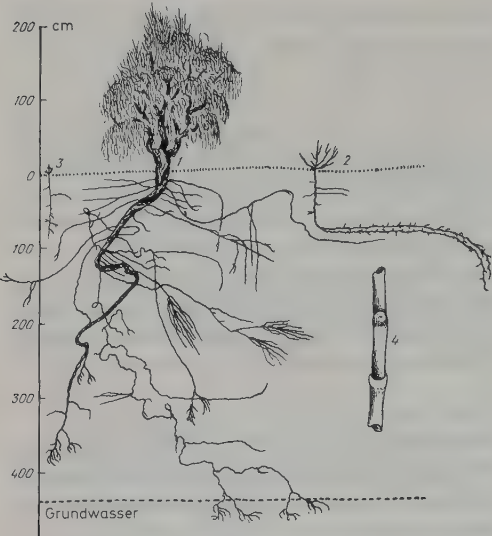


Abb. 5.3.9: *Haloxylon ammodendron* mit Wurzelsystem: 1 etwa 10–15jähriger Baum, 2 2jährige Pflanze, 3 einjährige Pflanze, 4 Teil eines vegetativen Sprosses (nach PETROV, aus WALTER 1976).

Diese Art verträgt ein Ausblasen ebenso wie ein Zuschütten mit Sand. Sie bildet dann Adventivwurzeln oder lange Stockausschläge.

Eremospartum flaccidum (Leg.) ist ein anderer Endemit von ähnlicher Bedeutung, doch wird dieser Baum nur 5 m hoch, der Stamm 2 m. Im Bestand findet man 40 Bäumchen pro ha mit einer Phytomasse 60 kg · ha^{-1}.

Calligonum eriopodum (Polygon.) wird 6 m hoch (Stamm 1,5 m) und gehört als einziger Baum zu einer durch viele Arten vertretenen Gattung, auf die wir noch zurückkommen.

Haloxylon ammodendron (Chenop.) – der Schwarze Saksaul (mit schwarzem Holz, sprich Ssakssa-ul) – ist der wichtigste 5–9 m hohe Baum, dessen Stammdurchmesser 24–38 cm bei einem Alter von 50–70 (100) Jahren erreicht. Der Baum ist blattlos, die assimilierenden Sprosse sterben am Ende der Vegetationszeit ab. Die Verzweigung erfolgt sympodial. Das sekundäre Dickenwachstum erfolgt abnorm von mehreren Kambien.

Das Wurzelsystem zeigt Abb. 5.3.9. Die Wuchsformen sind je nach dem Standort strauchig bis baumförmig. Große Exemplare entwickeln sich, wenn die Wurzeln in 4–5 m (7 m) Tiefe

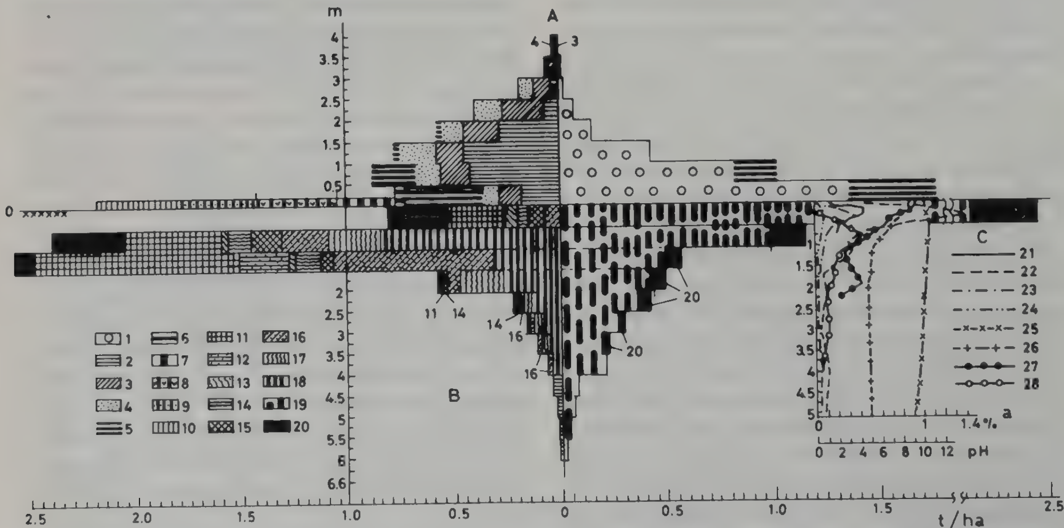


Abb. 5.3.10: Quantitative Verteilung der Phytomasse von *Haloxylon ammodendron* (= *aphyllum*). A = Oberirdische Phytomasse: 1 Stamm, 2 Zweige über 1 cm dick, 3 dünnere Zweige, 4 letztjährige Sprosse, 5 tote Zweige in der Krone, 6 totes Holz auf Boden, (7 über 7 cm ∅, 8 3–5 cm ∅, 9 1–3 cm ∅ und 10 dünner). B = Unterirdische Phytomasse: 11 Wurzeln <0,5 mm ∅, 12 0,5–1 mm ∅, 13 1–2 mm ∅, 14 2–4 mm ∅, 15 4–10 mm ∅, 16 10–20 mm ∅, 17 20–40 mm ∅, 18 >40 mm ∅, 19 Pfahlwurzel und 20 tote Wurzeln. C = Zusammensetzung und Wassergehalt des Bodens (in %): 21 Humusgehalt, 22 Trockengewicht, 23 Na-Gehalt, 24 Cl-Gehalt, 25 pH-Wert, 26 CO_2-Gehalt, 27 Wassergehalt am 5. Mai, 28 am 2. Juli. Die Pfahlwurzel erreicht den Kapillarsaum des Grundwassers.



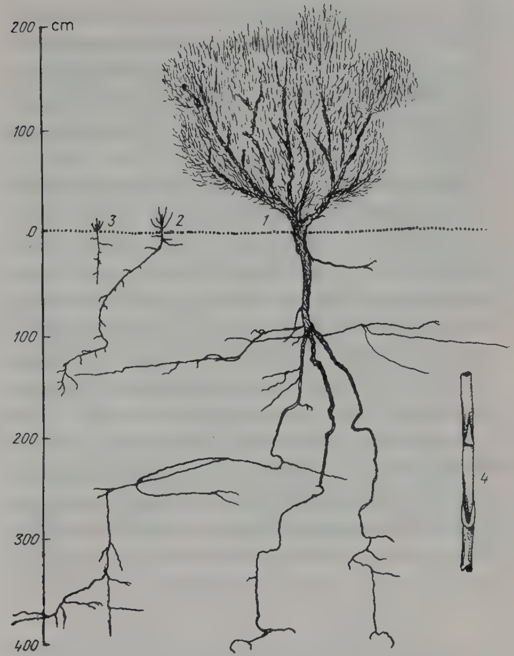


Abb. 5.3.12: *Haloxylon persicum:* 1 10–15jähriger Strauch, 2 2jährige Pflanze, 3 einjährige Pflanze, 4 Sproß mit kleinen Schuppenblättern (nach PETROV, aus WALTER 1968).

Abb. 5.3.11: *Haloxylon persicum:* Vegetative Zweige und rechts fruchtende Zweige (nach PETROV, aus WALTER 1976).



Abb. 5.3.13: Lichter Bestand von *Haloxylon persicum* im welligen Sandmeer der Karakum.

das Grundwasser erreichen. Dann entstehen dichte Gehölze, die zur Brennholzgewinnung genutzt werden. Diese Art verträgt leicht brakkiges Wasser. Die jungen Sprosse sind das ganze Jahr hindurch ein gutes Futter für Kamele und Schafe.

MIROSHNICHENKO (1975 a) zeigt an einem Profil den Aufbau der Pflanze (Abb. 5.3.10).

b) *Sträucher* (bis 6 m hoch, aber ohne Stamm):

Haloxylon persicum (Chenop.) – der Weiße Saksaul (mit weißem Holz) – ist die Charakterpflanze der Karakum-Wüste. Diese Art bildet mit *Carex physodes* die verbreitetste Pflanzengesellschaft auf unbeweglichen Sanden. Der Strauch wird 3–5 m hoch (Stammhöhe nur 10–20 cm). Die Langtriebe mit kleinen schuppenförmigen Blättchen haben eine Länge von 50 cm, doch sterben die oberen 10–20 cm ab. Die Blüten sitzen an Kurztrieben von 1–3 cm Länge (Abb. 5.3.11). Das Wurzelsystem gibt die Abb. 5.3.12 wieder. Die Sträucher erreichen ein Alter von über 30 Jahren, werden gerne von Schafen gefressen und verjüngen sich leicht durch Stockausschläge. Der Weiße Saksaul bildet lichte Bestände mit 120–250 Exemplaren · ha^{-1} (Abb. 5.3.13) und erzeugt dabei 0,4–0,5 t · ha^{-1} an Brennholz und bis 0,2 t · ha^{-1} an Grünfutter.

Calligonum (Polygon.) ist eine Gattung, die in Turkmenien durch 55 Arten vertreten ist, von denen nur eine baumförmig wird. Ihre zylindrischen Blättchen fallen frühzeitig ab, so daß die Sträucher blattlos sind (Abb. 5.3.14). Die Photosynthese erfolgt durch einjährige, dicht gehäuft stehende Sprosse (Abb. 5.3.15); diese entspringen aus Achselknospen, die sich schon vor der Streckung verzweigen und in der Dürrezeit abgeworfen werden. Das Sproßsystem ist sympodial. Die Hauptwurzel kann bei hohem Grundwasser dieses noch in 3,5 m Tiefe erreichen. Die Wasserversorgung erfolgt sonst durch



Abb. 5.3.14: *Calligonum arborescens* am Eisenbahndamm (5 km vor der Amudarya; Foto BESSEY).

horizontale flachstreichende bis 20 m lange Seitenwurzeln.

Die Zahl der Sträucher auf festliegendem Sand ist 100–300 · ha^{-1}, auf beweglichem Sand 50–100 · ha^{-1}. Der jährliche Zuwachs der Sprosse beträgt 25–100 kg · ha^{-1}. Die wichtigsten Arten sind *C. caput-medusae* (Höhe bis 2,5 m) und *C. setosum* (nur 1,2 m hoch). Der Altersaufbau eines Bestandes der letzteren Art auf Haufensanden im Süden der Zentralen Karakum war folgender:

Alter in Jahren	1	2	3–5	6–10	11–15	16–20	>20	tote
Exemplare in %	8	3	1	14	20	41	11	2

Man sieht, daß die Verjüngung durch Samen (ein Strauch erzeugt 14 200 Nüßchen) nur in günstigen Jahren erfolgt.

Salsola richteri (Chenop.) bildet 1,5–2 m hohe Sträucher, deren obere aus 20–30 cm langen blütentragenden Zweigen bestehende Teile jedes Jahr absterben. Die Photosynthese erfolgt durch Brachyblasten (sukkulente, zylindrische Blätter in Gruppen), die sich an der Basis der mehrjährigen Sprosse entwickeln und schon bei der Fruchtreife abgeworfen werden. In guten Jahren bildet der Strauch vorwiegend vegetative Sprosse aus, in trockenen mehr generative. Die Wurzeln erreichen eine Tiefe von 3–4 m.

Diese Art gehört zu den Subdominanten; man findet 25–100 Exemplare · ha^{-1}. Der jährliche oberirdische Zuwachs kann 30 kg · ha^{-1} betragen.

Weitere wichtige Sträucher sind *Salsola arbuscula* (Höhe 1 m) mit angedeutetem Stamm (10 cm hoch) und andere *Salsola* spp., *Aellenia subaphylla* (Chenop.) u. a., der schwachbeblätterte *Astragalus paucijugus* und die 100 Jahre alt werdende *Ephedra strobilacea* (1–2 m hoch), die als Einzelstrauch oder als ausläuferbildende Form (Abb. 5.3.16) vorkommt. Von ihr findet man auf leicht beweglichen Sanden dichte Bestände mit 400–500 Exempl. · ha^{-1} mit einem jährlichen Zuwachs von 0,4–0,5 t · ha^{-1}. Es ist eine wertvolle Futterpflanze.

Halbverholzende Sträucher:

Hierher gehört die endemische *Smirnovia turkestana* (Leg.) mit kleinen, schon im Sommer abfallenden Blättchen, verschiedene *Artemisia* spp., viele *Astragalus* spp. und kleine *Salsola* spp. u. a., auf die wir nicht näher eingehen können.

c) *Krautige Arten* (mehrere Synusien bildend):

Carex physodes mit langen unterirdischen Rhizomen ist die wichtigste rasenbildende Art auf den unbeweglichen kleinhügeligen Sandflächen der Karakum. Die Zahl der Einzelexemplare erreicht 600–700 · m^{-2}! Ihre gesamte Phytomasse mit Rhizomen ist 360–780 g · m^{-2} oder 3,6–7,8 t · ha^{-1}, wobei allerdings die unterirdische Masse 10–18mal größer ist als die oberirdische. Diese als «Rang», aber auch «Ilak» bezeichnete Art ist das wichtigste Schaffutter und wird sowohl im grünen als auch im trockenen Zustande gerne gefressen. Der Art *C. physodes* auf Sandböden stehen nahe *C. subphysodes* auf sandigen Grauerden und *C. pachystylis (= hostii)* auf Lößböden der Vorberge. Ihre Wuchsweise zeigt Abb. 5.3.17.

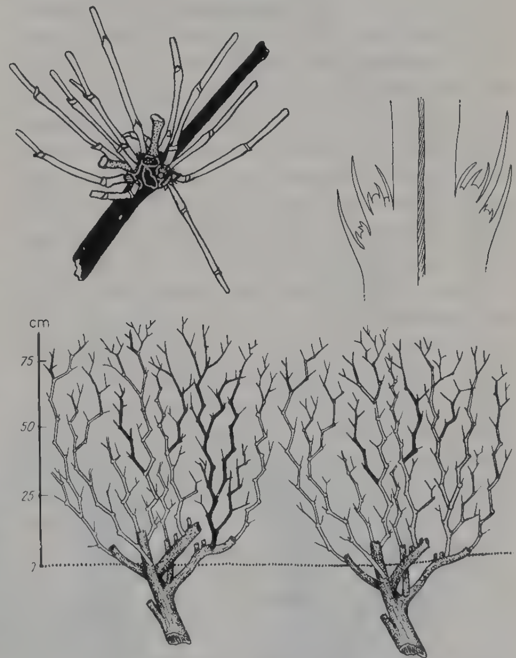
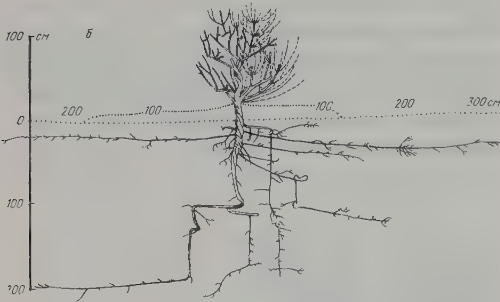


Abb. 5.3.15: Sproßaufbau von *Calligonum*. Oben links = Einjährige, dicht stehende seriale Seitensprosse an einem 4 Jahre alten Zweig von *C. rubens* mit kleinen Schuppenblättern; rechts = Längsschnitt durch einen Sproßknoten mit serialen Seitensproßanlagen.
Unten = Bildung neuer Sproße (schwarz) nach einem feuchten Frühjahr (alte Zweige entfernt) bei *C. setosum* mit sympodialem Sproßaufbau (nach NECHAYEVA, aus WALTER 1976).





C. physodes galt als poikilohydre Art, doch hat sich diese Angabe als falsch erwiesen. Die Blätter sterben im Mai ab, bleiben jedoch bis September oder sogar bis zum Frühjahr erhalten. Die Dürrezeit und den Winter überdauern nur die Rhizome mit den in 2–3 cm Tiefe liegenden Sproßmeristemen. Die Pflanzen werden 15–40 cm hoch. Die kaum verzweigten Rhizome liegen in einer Tiefe von 12–20 cm. Die Hauptmasse der Wurzeln befindet sich in der 7–22 cm tiefen Bodenschicht, doch dringen einige bis 120 cm in die Tiefe. Im April nach Regen bilden sich um die Ausläuferbasis viele nur 0,3–1 cm lange, weiße ephemere Würzelchen, die nach

Abb. 5.3.16: *Ephedra strobilacea.* Oben = Wurzelsystem mit Ausläuferbildung bei einer 10jährigen Pflanze nach Sandanwehung (rechts = junger Ausläufer, links = 2–3jährige Ausläufer).
Unten = stammbildende 20jährige Pflanze, bei der im Jugendzustand der Sand abgeweht wurde. Punktiert = Sandoberflächen (nach NECHAYEVA, aus WALTER 1976).

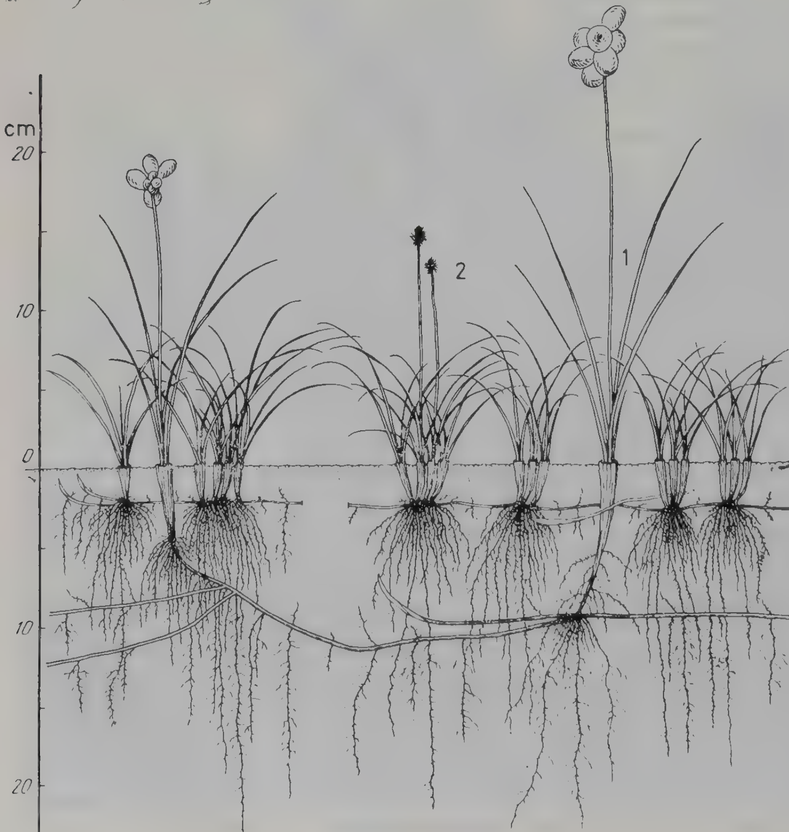


Abb. 5.3.17: *Carex physodes* (1) mit tiefer liegenden Rhizomen und *Carex pachystylis* (2) in der *Poa bulbosa* – Carices – Assoziation im Badkhys-Gebiet (nach NECHAYEVA, aus WALTER 1976).

5–15 Tagen, wenn der Boden wieder austrocknet, absterben. Es kommen aber auch längere, dünne, ebenfalls kurzlebige Wurzeln vor.

C. physodes treibt gleich nach den ersten Regen aus (frühestes Datum 20. X, spätestes 20. XI.) und hält den Winter durch. Die Vegetationszeit beträgt 90–215 Tage. Zwischen dem Ertrag von Trockenmasse und der Regenmenge im November–Mai besteht eine weitgehende Proportionalität (70 kg · ha^{-1} bei 50 mm, 160 kg · ha^{-1} bei 140 mm), doch überschreitet der Höchstertrag selbst unter günstigsten Bedingungen 200 kg · ha^{-1} nicht. Nach einem Trokkenjahr ist der Ertrag in dem darauffolgenden relativ gut, aber nach 2 Trockenjahren hintereinander niedrig. Infolge der sehr ausgedehnten Rhizome ist diese Art gegenüber den Frühlingsephemeren und den Sämlingen der Holzpflanzen sehr konkurrenzfähig und unterdrückt sie in regenarmen Jahren. Für die Sandbefestigung ist diese Art sehr nützlich; auf leicht beweglichen Sanden rückt sie jährlich um 0,5–1 m vor. Auf stark beweglichem Sand siedeln sich insbesondere die perennen Arten *Heliotropium arguzoides* und *Tournefortia sogdiana* (Borag.) an; beide haben sehr lange im Sande kriechende Rhizome, *Tournefortia* in 10 cm, *Heliotropium* in 20 cm Tiefe. Ihre Produktion erreicht 45–94 g · m^{-2}, was mit dem fehlenden Wettbewerb zusammenhängt.

Der wichtigste Befestiger des Flugsandes ist *Aristida karelinii,* auf die wir p. 257 zurückkommen. *Frühlingsgeophyten* sind auch im Sandgebiet durch viele Arten vertreten, spielen jedoch nicht die Rolle wie auf Lößböden. Zu nennen wären: *Allium* spp., *Gagea* spp., *Tulipa sogdiana, Rhinopetalum arianum, Eremurus inderiensis* (alles Liliaceen), *Iris longiscapa, I. songarica,* die Aracee *Eminium lehmannii* und einige Dikotylen mit Knollen (*Rheum turkestanicum,* die Umbelliferen *Schumannia karelinii* sowie die 1 m hoch werdende *Dorema sabulosa).* Interessant ist *Cistanche flava* (Orob.), die auf *Calligonum*-Arten der Wanderdünen parasitiert, wobei eine Pflanze 7–10 (20) kg wiegt, aber zu 94% aus Wasser besteht.

d) *Annuelle Arten* sind durch 143 Arten (98 Frühjahrsephemere und 45 Sommerannuelle) vertreten, aber nur 24 kommen in großer Zahl vor. Unter ihnen gehören die Winterannuellen (z. B. Arten der Gattungen *Ceratocephalus, Alyssum, Meniocus, Veronica* u. a.) zu den Frühjahrsephemeren. Andere halten bis Mai durch, wie verschiedene Gramineen, Caryophyllaceen, Papaveraceen (*Hypecoum* u. a.), Cruciferen, Leguminosen, Geraniaceen, Boraginaceen, Compositen usw. Auf die in einzelnen Jahren sehr verschiedene Artenzusammensetzung hatten wir hingewiesen (Bd. 1, p. 185). Je länger die Arten im Frühjahr bis zur Fruchtreife brauchen, desto tiefer gehen ihre Wurzeln, doch wird eine Tiefe von 20 cm selten überschritten. Nur bei den Sommerannuellen, die im Frühjahr keimen und bis in den Sommer hinein wachsen, reichen die Wurzeln bis 70 cm tief. In ungünstigen Jahren entwickeln sich die Sommerannuellen kaum. Auf stark beweglichem Sand, also bei fehlendem Wettbewerb, können sich die Chenopodiaceen *(Agriophyllum latifolium, Horaninovia ulicina)* ausbreiten. Sie keimen zwischen dem 1. März und 6. April, bilden 3 lange Wurzeln und halten infolge des xeromorphen Baus 6 Monate durch.

Zusammenfassend kann man sagen: Den ökologisch wichtigsten Grundstock der Vegetation bilden die Holzpflanzen. Diese zeichnen sich durch lange Jahrestriebe (1–2,5 m) und durch Aphyllie oder Mikrophyllie aus, wodurch ungeachtet der relativ großen Vegetationsdichte die transpirierende Fläche sehr klein ist, wenn man sie pro ha berechnet; der Blattflächenindex liegt sicher weit unter 1. Das ist verständlich, da die Holzpflanzen die Dürrezeit durchhalten müssen, wobei sie durch Abstoßen der kleinen Blätter oder durch Absterben transpirierender Sprosse die Wasserverluste noch weiter zu reduzieren vermögen. Daß bei Berechnung der Transpirationswerte pro dm^2 der transpirierenden Fläche oder pro g Frischgewicht der Transpirationsorgane oft sehr hohe Werte für Wüstenpflanzen gefunden wurden, namentlich während der günstigen Jahreszeit, sagt nichts über ihre Anpassungsfähigkeit aus. Für den Wasserhaushalt der Pflanzendecke ist es wichtig, die *Transpiration pro Einheit der Bodenfläche* zu berechnen, die von der Einzelpflanze oder von der ganzen Pflanzengesellschaft bedeckt wird; nur dann läßt sich die Wasserabgabe in Beziehung zur Niederschlagshöhe setzen, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß ein je nach der Bodenart wechselnder Teil der Niederschläge durch Verdunstung oder Abfluß von der Bodenoberfläche unproduktiv für die Pflanzen verloren geht.

Was die oberirdische Phytomasse (Trockengewicht) der einzelnen Arten anbelangt, so werden folgende Mittelwerte für eine ausgewachsene Pflanze und den Anteil der einjährigen Spros-

se am Gesamtgewicht in % gemacht (* nach TOGYSAYEV für Repetek, unveröff.):

Bäume

Ammodendron conollyi 8 kg, 6% – **Eremospartum flaccidum* 2 kg, 6% – **Haloxylon aphyllum* 152 kg, 8%

Sträucher

Haloxylon persicum 18 kg, 8%–* *H. persicum* 5,9 kg, 8% – *Salsola arbuscula* 0,8 kg, 12% – *Calligonum rubens* 3,8 kg, 15% – *C. setosum* 2,3 kg, 15% – **Ephedra strobilacea* 8,6 kg, 19% – *E. strobilacea* 3,8 kg, 20%

Zwergsträucher

Limonium suffruticosum 550 g, 20%

Halbsträucher

Convolvulus erinaceus 650 g, 31% – *Astragalus longipetiolatus* 330 g, 32% – *Salsola orientalis* 170 g, 32% – *S. gemmascens* 160 g, 33% – *Mausolea eriocarpa* 280 g, 34% – *Smirnowia turkestana* 545 g, 35%

Kleine Halbsträucher

Artemisia kemrudica 120 g, 39% – dieselbe Art aus NW-Turkmenistan 90 g, 37% – *Reaumuria turkestanica* 120 g, 62% – *Aellenia glauca* 90 g, 65% – *Acanthophyllum stenostegium* 40 g, 65% – *Convolvulus korolkovii* 30 g, 70%.

Diese Zahlen sollen einen Anhaltspunkt für die Größe der Pflanzen und die ungefähre oberirdische Produktion geben.

Die Werte für Winterannuelle liegen unter 1 g, bei Sommerannuellen bei 0,3–32,6 g und nur bei den langlebigen *Salsola paulsenii* und *Horaninovia ulicina* (beides Chenop.) erreicht das Trockengewicht der Phytomasse höhere Werte, bis 128–500 g.

Ökologische Untersuchungen an Einzelpflanzen

Transpirationsmessungen nach der Schnellwägemethode mit abgeschnittenen Zweigen führten in der Karakum-Wüste VASILJEV (1931) und ARCICHOVSKI et al. (1931) durch. Die in deutscher Sprache veröffentlichten Versuche von VASILJEV erregten durch die Höhe der erhaltenen Werte insbesondere beim Endemit *Smirnowia turkestana* großes Aufsehen. KOKINA (1935) prüfte sie einige Jahre später nach und konnte zeigen, daß sie 2–3 mal zu hoch sind. Als Ursache nimmt KOKINA die Verwendung von zu kleinen Zweigen von nur 0,5 g durch VASILJEV und eine zu kurze Expositionszeit von nur 1 Minute an. Aus der in russischer Sprache veröffentlichten Arbeit bringen wir hier die wichtigste Tabelle (Tab. 5.4, rechts oben).

Tab. 5.4: Transpirationswerte ($g \cdot g\,FG^{-1} \cdot h^{-1}$) im Juni, vormittags nach KOKINA und nach VASILJEV

	KOKINA	VASILJEV
Smirnowia turkestana	1,075	2,93
Ammodendron conollyi	0,876	1,99
Haloxylon aphyllum	0,305	0,87
Haloxylon persicum	0,281	0,43
Salsola subaphylla	0,073	0,20

Die höchsten Transpirationswerte erhält man im Juni, doch wird das Tagesmaximum schon um 10–11 h erreicht. Mit zunehmender Dürre im Sommer macht sich eine Einschränkung der Transpiration bemerkbar; außerdem wird die Blattfläche reduziert. Setzt man die Transpiration der verschiedenen Arten im Juni gleich 100%, so ist sie Ende Juli gleich 76,6–95,8% und im September nur noch 42,2–66,6%.

Trotzdem muß man die Wasserversorgung der Karakum-Pflanzen selbst in der Dürrezeit noch als relativ gut bezeichnen. Das beweisen auch die Wasserdefizit-Messungen von BOBROVSKAYA (1969, 1971). Die erhaltenen Defizite sind niedriger als die für Steppenarten typischen. Die am Standort bei Wüstenarten gemessenen Defizite übersteigen 25% nicht, während die subletalen Werte 43–53% betrugen. Eine Gefährdung durch Wassermangel kommt somit nicht in Frage.

Der potent. osmotische Druck (π^*) steigt vom Frühjahr im Laufe der Dürre meist um das 1,5–2fache an, d. h. das osmotische Potential nimmt ab, was zur Ausbildung von kleineren, stärker xeromorphen Sommerblättern oder zum Abwurf transpirierender Organe führt (vgl. WALTER 1972, WALTER and STADELMANN 1974).

Nach Ansicht der russischen Forscher reichen die geringen Niederschläge in der Karakum-Wüste nicht aus, um bei der hohen Transpiration der Pflanzen eine entsprechende Wasserversorgung zu gewährleisten. Deswegen wird angenommen, daß zusätzliches Wasser dem Boden durch Kondensation von Wasserdampf aus der Atmosphäre oder vom Grundwasser her zugeführt wird. Die Kondensation soll in den zeitweise kühleren Bodenschichten erfolgen. BLAGOVESHCHENSKIY (1954b) hat entsprechende Versuche in der Karakum-Wüste und nördlicher am Balkhash-See ausgeführt, und es gelang ihm nach 5 Jahren geringe Wasserzunahmen von einigen Zehntel bis über 1% nachzuweisen, die

auf Kondensation beruhen könnten (vgl. WALTER 1968, S. 154–156).

Diese Versuche scheinen uns nicht überzeugend zu sein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß beim Bestehen eines durch Temperaturunterschiede bedingten Dampfdruckgefälles im Boden eine Diffusion und auch Kondensation von Wasser stattfinden wird. Mit genügend feinen Methoden wird man sie nachweisen können. Aber den Ökologen interessiert mehr die Frage, wie groß diese Kondensation im Verhältnis zum Wasserbedarf der Pflanzen ist. Alle bisher nachgewiesenen Kondensationsmengen sind so gering, daß man ihnen kaum eine ökologische Bedeutung beimessen kann.

Bei den Wassergehaltsbestimmungen im Sandboden wurde nicht darauf geachtet, daß die Wasserverteilung unter der Pflanzendecke sehr inhomogen ist (MIROSHNICHENKO 1975b).

Es fragt sich überhaupt, ob die Annahme einer solchen besonderen Wasserquelle für die Wasserversorgung der Pflanzen notwendig ist. Denn überall, wo im Wachstum begriffene Pflanzen in der Wüste vorhanden sind, gelingt es im Bereich ihrer Wurzeln bei sorgfältiger Untersuchung leicht aufnehmbares Wasser nachzuweisen. Dieses kann aus Niederschlägen stammen, die in regenreichen Jahren fielen und im Boden als Grundfeuchtigkeit vor direkter Verdunstung geschützt viele Jahre gespeichert bleiben und für den Wasserverbrauch der wenigen Pflanzen ausreichen. *Denn die hohen Transpirationswerte der Blätter pro dm² Blattfläche sagen allein noch nichts über den Gesamtverbrauch der Pflanzendecke in mm aus.* Man muß den sehr niedrigen Blattflächenindex in den Wüsten berücksichtigen (vgl. Biogeozöne p. 256).

Tatsächlich haben neuere Untersuchungen (vgl. NECHAYEVA 1975) gezeigt, daß die von der Vegetation pro Fläche in mm verbrauchte Wassermenge bedeutend niedriger ist, als die im Boden zur Verfügung stehende. Die auf bewegtem Sand wachsenden Pflanzen des Biogeozöns I transpirierten während der Vegetationszeit insgesamt nur 37,4 mm, wobei den größten Wasserverbrauch die Bäumchen von *Ammodendron conollyi* (21,6 mm oder 57% der Gesamtmenge) aufwiesen, dann folgen die Sträucher von *Calligonum arborescens* (13,7 mm = 36,6%), während alle *Aristida karelinii* – Pflanzen zusammen nur 2,1 mm (= 5,7%) verbrauchten, obgleich ihre Transpiration (pro g FG und Tag) mit 20–21 g sehr hoch war. Im Boden von Biogeozön I waren in den oberen 2 m des Sandes zu Beginn der Vegetationszeit 83 mm an Wasser gespeichert. Während der Vegetationszeit erfolgte durch Evapotranspiration eine Abnahme des gespeicherten Wassers um 49 mm, so daß im Herbst noch 34 mm verblieben. Die im Boden gespeicherten Regenmengen genügten somit zur Deckung der Transpiration vollauf.

Etwas ungünstiger sind die Verhältnisse beim Biogeozön II mit *Haloxylon persicum* und *Carex physodes*. Hier betrug die transpirierte Menge 47 mm. Davon verbrauchten die Sträucher 30 mm (= 64%), *Haloxylon* allein 16 mm; ebensoviel wie bei *Haloxylon* machte die Transpiration von *Carex physodes* aus (17 mm = 35%).

Der Wasservorrat zu Beginn der Vegetationszeit betrug in den oberen 2 m insgesamt 62 mm, die Abnahme 54 mm, die Restmenge im Herbst nur 8 mm. Die Wasserversorgung ist somit auch in diesem Falle, aber nur gerade noch, ausreichend.

Anders liegen die Verhältnisse beim Biogeozön III in den Talmulden mit *Haloxylon ammodendron*-Beständen und einem lichten Unterwuchs von *Carex physodes* und einigen halophytischen Sommerannuellen. Die Transpirationsintensität pro g FG und Tag ist auch hier sehr hoch (*Haloxylon ammodendron* 7–9 g, *Ephedra strobilacea* 4–4,5 g, *Carex physodes* 15–16 g, Sommerannuelle wie *Suaeda* 2–3 g oder *Kochia* 5–6 g). Bei der Berechnung der Transpiration pro Fläche zeigte es sich, daß die größten Verluste durch die Sträucher verursacht werden. Die gesamte Transpiration betrug 149 mm, die der Sträucher 138 mm (= 92,5%), wobei auf *Haloxylon* allein 108 mm entfielen; der lichte *Carex*-Bestand transpirierte dagegen nur 10,6 mm (= 7%).

In den oberen 2 m des Sandbodens waren zu Beginn der Vegetationszeit 76 mm gespeichert, die zur Deckung der Transpiration bei weitem nicht genügten. Aber in den Talmulden kann *Haloxylon* mit den tiefgehenden Wurzeln den Kapillarsaum des Grundwassers erreichen und damit seine Transpiration zu einem großen Teil durch Wasserentnahme aus dem Grundwasser decken. Würde das zu 100% der Fall sein, dann wäre die Transpiration der übrigen Pflanzen nur 149 – 108 = 41 mm, d. h. ihre Wasserversorgung aus den oberen 2 m des Bodens mit 76 mm an gespeichertem Wasser wäre reichlich gedeckt; einen Teil davon kann also auch *Haloxylon* verbrauchen.

Diese Untersuchungen zeigen somit einwand-

Tab. 5.5: Werte des Wasserhaushalts von dominanten Spezies. Karakum-Wüste, Repetek (SVESHNIKOVA, 1975)

Pflanzenart	Transpirationsintensität mg · g⁻¹ FG · h⁻¹ maximal	typischer Bereich	Wassergehalt % FG	osmot. Potential bar minimal	maximal	Wasserdefizit in % d. Wassersättigung im Mittel	subletal
Bäume und Sträucher:							
Haloxylon ammodendron	670	100–400	62–80	−58	−46	14	47–50
Haloxylon persicum	850	100–700	50–66	−58	−38	21	48–53
Calligonum caput-medusae	780	100–500	60–76	−41	−16	19	45–48
Salsola richteri	760	100–400	55–76	−56	−31	24	46–48
Ammodendron conollyi	810	100–600	51–76	−50	−24	19	43–46
Halbsträucher:							
Astragalus paucijugus	1540	680–770	63–83			23	45–49
Smirnovia turkestana	2600	600	57–81			33	50–66
Stauden:							
Aristida karelinii	930	240					
Heliotropium arguzioides	1750	780	52–89			33	50–67
Carex physodes	2760	600					

frei, daß die Wasserversorgung aller Sandwüstenpflanzen gewährleistet ist und die Annahme von besonderen Kondensationsvorgängen oder einer Aufnahme von Wasser aus der Luftfeuchtigkeit durch die Sprosse nicht notwendig ist.

Daß die Pflanzen der Karakum-Wüste tatsächlich nicht unter Wassermangel leiden, wird auch durch die neueren Ausführungen von SVESHNIKOVA (1972) bestätigt.

Wir verweisen auf diese Arbeit in englischer Sprache und entnehmen einige wichtige Werte aus der zusammenfassenden Darstellung der Untersuchungen bei Repetek in den Jahren 1965–69 (RESOURCES 1975, Tabelle 5.5).

Die Wasserdefizite der Arten in der Karakum sind stets gering und liegen weit unter den experimentell festgestellten Letalwerten. Auch das osmotische Potential ist nur bei den Halophyten (*Haloxylon* spp., *Salsola*) stets niedrig, bei den anderen ist nur der Minimalwert während der Dürreperiode niedrig. Die Transpirationsintensität pro g FG berechnet ist sehr verschieden. Sie ist bei größeren Holzpflanzen geringer als bei Halbsträuchern und Kräutern. Während der Dürre wird sie eingeschränkt. Der Wert für die relative Transpiration im Vergleich zu der Verdunstung einer freien Wasseroberfläche wird mit ¼–⅟₁₈ angegeben. Keine besonderen Anpassungen zeigen die Ephemeren, die nur in der oberen Bodenschicht wurzeln, wo im Frühjahr genügend Wasser vorhanden ist.

Für die Ökosystemforschung sind jedoch die Wasserverluste der gesamten Pflanzendecke in mm wichtiger; diese sind, wie wir sahen, niedrig, weil die Dichte der Pflanzendecke gering ist und die Hauptanpassung der Pflanzen in der Reduktion der Blattfläche besteht. Viele Arten sind blattlos wie *Calligonum* spp., *Eremosparton* u. a., sehr kleine Blätter haben *Salsola-* und *Astragalus*-Arten u. a., bei *Acanthophyllum* werden sie zu Dornen und *Smirnovia* wirft sie frühzeitig ab.

Für *Haloxylon ammodendron* wurde festgestellt, daß im Mittel 19% der Regenmenge von den Kronen zurückgehalten werden und 14% am Stamm herunterlaufen (bei *H. persicum* sind die entsprechenden Zahlen 16% und 9%). Die am Stamm herablaufende Menge könnte längs der Hauptwurzel tiefer in den Boden dringen als sonst. Das würde es der Wurzel erleichtern, in die Tiefe zu wachsen, namentlich in regenreichen Jahren, um bis zum Grundwasser vorzudringen. Die Existenz des Baumes ist dann selbst in Dürrejahren gesichert.

Auch die Untersuchungen der Photosynthese beweisen, daß die Arten der Karakum den ganzen Sommer hindurch eine positive Netto-CO_2-Assimilation erkennen lassen, was ebenfalls ein Beweis für einen ausgeglichenen Wasserhaushalt ist. Die Werte für die einzelnen Arten enthält die Tab. 5.6 für Pflanzen der Karakum und die Tab. 5.7 für die der Kyzylkum.

Tab. 5.6: Gasaustausch von Karakum-Wüstenpflanzen (Voznesenskiy 1975, 1977 in Rodin, Hg.)

Art	Intensität der Netto-Photosynthese [mg CO_2 · g TG^{-1} · h^{-1}]		Produktivität der Photosynthese [mg CO_2 · g TG^{-1} · d^{-1}]		Optimum-Temperatur der Netto-Photosynthese (°C)	Atmungsintensität	
	im Mittel	Maximum	im Mittel	Maximum		(°C)	[mg CO_2 g^{-1} FG · h^{-1}]
Ammodendron conollyi	7,6	20	110	160	22–35	30	1,2
Haloxylon ammodendron	7,1	10	80	100	10–30	33	1,2
Haloxylon persicum	6,1	10	55	85	10–45	30	1,1
Salsola richteri	6,0	18	120	160	20–30	30	0,6
Calligonum caput-medusae	5,8	12	80	125	25	30	0,7
Ephedra strobilacea	2,3	4	30	35	5–20	–	–
Astragalus paucijugus	14	22	170	240	15–23	35	0,7
Aristida karelinii	21	52	250	460	30–40	32	1,6
Heliotropium arguzioides	8,6	24	170	215	15–30	35	1,1
Carex physodes	14	29	205	220	17–30	–	–

Tab. 5.7: Angaben zum Gasaustausch von Kyzylkum-Wüstenpflanzen (Voznesenskiy 1975)

Art	Intensität der Netto-Photosynthese (mg CO_2 dm^{-2} h^{-1})		Produktivität der Photosynthese (mg CO_2 dm^{-2} d^{-1}) (maximal)	Optimum-Temperatur der Netto-Photosynthese (°C)	Atmungsintensität	
	im Mittel	Maximum			(°C)	[mg CO_2 g^{-1} FG · h^{-1}]
Salsola orientalis	10	23	200	15–35	22–25	1,1
Calligonum aphyllum	25	32	300	–	22–25	1,3
Atraphaxis seravschanica	–	24	–	20–35	22–25	1,6
Aellenia subaphylla	20	22	270	15–35	22–25	0,5
Eurotia eversmanniana	–	40	–	15–35	22–25	0,9
Artemisia turanica	30	50	400	–	22–25	0,4
Alyssum desertorum	–	47	200	20–30	15	0,9
Malcolmia africana	–	27	230	25–30	15	0,6
Astragalus filicaulis	20	51	310	15–30	–	–
Ferula assa-foetida	28	30	340	–	22–25	0,8
Veronica campylopoda	–	25	–	30	15	0,3
Lamium amplexicaule	–	24	150	25	22–25	0,9

Übereinstimmend mit der guten Wasserversorgung der Pflanzen in der Sandwüste sind alle Arten während der Vegetationszeit dauernd photosynthetisch tätig. Zweigipflige Kurven der Photosynthese oder ein starker Abfall nach einem Maximum in der Morgenstunde wurde nicht festgestellt. Das mittägliche Maximum ist bei allen Holzpflanzen sehr flach, bei den Kräutern dagegen ziemlich spitz.

Die höchsten Werte der CO_2-Assimilation wurden bei *Smirnowia turkestana* (Leguminosae), die sich auch durch eine sehr hohe Transpirationsintensität auszeichnet, bei dem Gras *Aristida karelinii* und bei der großen Umbelliferae *Ferula litwinowiana* festgestellt. Von diesen ist nur *Aristida* eine C4-Pflanze, die beiden anderen C3-Pflanzen. Sehr gering ist die CO_2-Assimilation bei der Gymnospermae *Ephedra*, aber auch bei *Eminium lehmannii* (Araceae) und *Rheum turkestanicum*.

Alle Arten der Wüste sind selbstverständlich Sonnenpflanzen und nutzen das Licht bis zum

vollen Tageslicht gut aus. Sie sind auch an hohe Temperaturen angepaßt. Das Optimum der Netto-CO_2-Assimilation liegt bei 20–30 °C, bei *Haloxylon persicum* sogar bis 45 °C. Nur *Ephedra* hat ein niedriges Optimum von 5–20 °C und kann deshalb auch die kühlen Tage im Winter ausnutzen.

Die Tagesproduktion pro g TG ist bei den Ephemeren mit kurzer Vegetationszeit sehr hoch, bei den ausdauernden Arten bedeutend niedriger, so daß die Jahresproduktion pro g TG bei beiden Typen ziemlich gleich ist.

Die Erkenntnisse sprechen dafür, daß die verschiedenen Typen der Karakum-Pflanzen sehr gut an die harten Umweltbedingungen in den im Sommer sehr heißen Sandwüsten angepaßt sind.

Die Biogeozöne und Synusien

In der Karakum überwiegt der psammophytische Biogeozönkomplex, den man in diesem Falle als gewissermaßen zonale Vegetation betrachten kann. Inselförmig auf besonderen Biotopen sind der Takyr-Biogeozönkomplex und der halophytische vertreten. Jeder Komplex besteht aus einer Reihe von Biogeozönen, die Pflanzenassoziationen entsprechen.

a) Psammophyten-Biogeozön-Komplex

In endloser Eintönigkeit erstreckt sich das Sandmeer der Karakum-Wüste mit einer charakteristischen Vegetation über Hunderte von Kilometern vom Unguz weit nach Süden (Abb. 5.0.2). Der Vergleich mit dem Meer ist um so treffender, als die Oberfläche nicht glatt, sondern wellenförmig bewegt erscheint. Die Sandwellen sind entweder langgestreckte niedrige Sandrükken oder unregelmäßig über die Oberfläche verteilte bewachsene Haufendünen. Das wechselnde Relief mit erhöhten Teilen und Senken oder tieferliegenden Flächen dazwischen bedingt eine gewisse Gliederung der Vegetation von den schwächer bewachsenen Gipfeln der Hügel zu den dicht bewachsenen tiefer gelegenen Flächen. Wir können somit von einem Biogeozön-Komplex sprechen, der eine Catena darstellt (Abb. 5.3.18):

1. Die Gipfel der Dünen mit stark beweglichem Sande werden nur von wenigen Pionierarten bewachsen.
2. Auf dem oberen Hangteil ist der Sand schon weniger beweglich, so daß eine Reihe von typischen Holzpflanzen einen lichten Bestand bilden und damit den Sand festzulegen beginnen.
3. Der Sandboden des unteren Hangteiles ist unbeweglich: der Weiße Saksaul mit vielen Begleitarten bildet einen dichteren Bewuchs.
4. In den tieferen Reliefteilen wächst der Sand



Abb. 5.3.18: Catena (ökologisch-pedologische Reihe) im hügeligen Sandwüstengebiet der Zentralen Karakum (aus Korovin 1961/62): 1 Pionierbestand auf beweglichen Sandrücken mit *Aristida karelinii, Tournefortia* u. a., 2 Oberer, weniger beweglicher Dünenhang mit *Ammodendron conollyi* u. a., 3 auf kaum beweglichem Sand *Haloxylon persicum,* (nicht gezeichnet) und Kräutern (*Dorema, Astragalus* u. a.), 4 zugewachsene Sande mit *Carex physodes* – Teppich unter *Haloxylon* (nicht gezeichnet).

noch zusätzlich mit der Sandsegge *(Carex physodes)* zu.

5. Dazu kommen die talartigen Mulden, die wir gesondert besprechen.

Die Grenzen zwischen 1 und 2 sowie zwischen 3 und 4 sind unscharf; deshalb ist es zweckmäßiger nur zwei Biogeozöne zu unterscheiden: I Ein Ammodendretum aristidosum auf beweglichem Sand und II das Haloxyletum persici auf unbeweglichem Sand. Die offene Vegetation der Wüste läßt sich ganz allgemein nur schwer in scharf abgegrenzte Pflanzengesellschaften gliedern. Durch das unterschiedliche Relief kommt vielmehr eine gewisse Mosaikstruktur zustande.

Die Flächen mit Wanderdünen (Einzelbarkhanen, Barkhanenfeldern), die man vor allem im Südosten der Zentralen Karakum um die Station Repetek und entlang der Amudarya findet, bilden besondere, vegetationslose Flächen.

Die Reihe 1–4 auf Abb. 5.3.18 stellt eine ökologische Reihe oder Sukzession dar, die man bei abnehmender Beweglichkeit des Sandes beobachten kann:

Als erste Pionierart auf stark beweglichem Sande tritt im Karakumgebiet *Aristida karelinii* auf (das noch größere Gras *Elymus giganteus* hat seine Südgrenze im Aralsee-Gebiet).

Aristida karelinii bildet 1–1,35 m hohe Horste (∅ = 0,8–2,6 m). Die orthotropen Sprosse wachsen von Ende Februar bis Anfang Dezember, die Blüte hält von Ende April bis Oktober an mit einem Minimum während der Sommerdürre. Die Fruchtstände und Blätter sterben im Herbst ab, aber die Stengel überdauern den Winter und treiben im Frühjahr wieder aus. Sie werden 2 (3) Jahre alt, der ganze Horst 15–20 Jahre. Diese Art verträgt das Zuwehen mit Sand und wächst aus diesem immer wieder heraus (Abb. 5.3.19). Das Wurzelsystem breitet sich im Sand weit aus: Die 40–350 Adventivwurzeln gehen radial ab und erreichen eine Länge von 10–15 m. Sie dringen bis 2,2 m tief in den Boden, doch findet man die meisten in 15–60 cm Tiefe. Die Wurzelspitzen sind dicht mit Wurzelhaaren bedeckt, an denen Sandkörner haften; die Wurzelrinde stirbt frühzeitig ab und nur der leitende Zentralzylinder bleibt erhalten. Er ist von einem locker sitzenden «Wurzelhöschen» umgeben, das aus dem toten Rhizoderm mit den Wurzelhaaren und an diesen befestigten Sandkörnern besteht. Dieselbe Erscheinung findet man bei den *Aristida*-Arten SW-Afrikas (WALTER 1939, S. 756–757). Dieses Wurzelhöschen bildet für die Wurzeln beim Austrocknen des Sandes eine Art Schutzscheide.

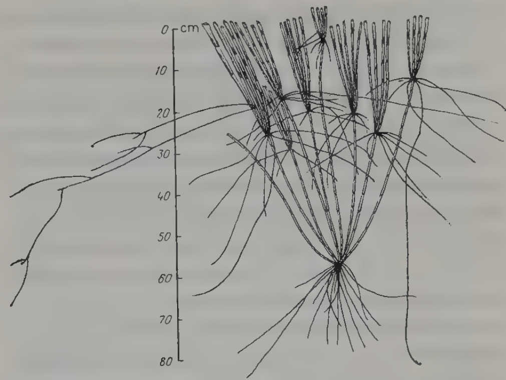


Abb. 5.3.19: *Aristida karelinii:* Bildung von Adventivwurzeln beim Zuschütten mit Sand. Früheres Niveau der Sandfläche bei 55 cm, späteres bei 20–30 cm Tiefe (nach NECHAYEVA, aus WALTER 1976).

Durch die zugeschütteten Sproßteile und das mächtige Wurzelsystem wird die Beweglichkeit des Sandes herabgesetzt, so daß andere Arten sich ansiedeln können.

Die oberirdische Phytomasse der *Aristida*-Bestände erreicht 6,3–8,9 t · ha^{-1}, die gesamte Phytomasse 12,2–17,3 t · ha^{-1}, die Zahl der Horste ist 3800–6400 · ha^{-1}. Den Altersaufbau der Bestände im Schutzgebiet bei Repetek und auf beweideten Flächen zeigt Tabelle 5.8.

Tab. 5.8: Altersaufbau der *Aristida karelinii*-Bestände auf beweglichen Barkhanensanden in der Zentralen Karakum (nach NECHAYEVA et al. 1973)

Alter in Jahren	1	2–3	4–5	6–10	11–15	abgestorbene
Schutzgebiet:						
Zahl der Pflanzen	1843	493	345	588	193	290
diese in %	49	13	9	16	5	8
Weideflächen:						
Zahl der Pflanzen	2583	1620	655	768	440	283
diese in %	41	26	10	12	7	4

Dieses Gras wird ungern gefressen, kann aber für Schafe im Winter als Notweide dienen.

Eine zweite kleinere Art ist *Aristida pennata* (Höhe = 40–65 cm, ∅ 40–80 cm). Man findet sie mehr auf kleinen beweglichen Sandflächen der hügeligen Karakum. Wenn sie auf einer beweideten Fläche stark vertreten ist, so kann man es als ein sicheres Anzeichen für beginnende Degradation durch Überbeweidung bewerten.

Die noch kleinere *Aristida plumosa* wächst nur auf unbeweglichem Sand.

Die nächsten Pioniere nach *Aristida karelinii* sind *Heliotropium arguzioides* und *Tournefortia sogdiana* (beides Borag.). Sie breiten sich rasch vegetativ aus: Die erste durch horizontale, adventive Sprosse bildende Wurzeln in 20 cm Tiefe, die zweite durch unterirdische Ausläufer in 10 cm Tiefe. Auch diese Arten vertragen das Zuwehen gut. Sie sind besonders typisch in ausgewehten Senken; ihre Wurzeln reichen 1–2 m tief. Beide Arten halten den Sand im Sommer zusammen, wenn die annuellen Arten der offenen Sandflächen *Agriophyllum latifolium* und *Horaninovia ulicina* (beides Chenop.) absterben. *Heliotropium* und *Tournefortia* sind ein Sommerfutter. Die Phytomasse solcher Bestände ist 1,2–1,4 t · ha^{-1}, wobei 18–33% derselben auf Begleitarten entfallen.

Ist die Sandbewegung abgeschwächt, so können im Schutze der Grashorste die Keimlinge von Holzpflanzen Fuß fassen und das Stadium der lichten Strauch- und Baumbestände auf nur noch leicht beweglichem Sande einleiten. Wir nennen folgende Arten:

Holzpflanzen: *Ammodendron conollyi, Eremosparton flaccidum, Salsola paletzkiana, S. richteri, Smirnowia turkestana, Ephedra strobilacea, Calligonum arborescens, C. caput-medusae, C. eriopodum, C. densum, C. erinaceum, C. microcarpum* u. a. *Astragalus ammodendron,* vereinzelt *Haloxylon persicum.*

Perenne Kräuter: *Aristida karelinii, Convolvulus erinaceus, C. divaricatus, Acanthophyllum* (Caryoph.) *elatius, A. korolkovii, Artemisia diomoana, Heliotropium arguzioides, Tournefortia sogdiana, Dorema sabulosum.*

Annuelle Kräuter: *Agriophyllum latifolium, A. minus, Horaninovia ulicina, H. anomala, H. minor, Corispermum lehmannianum, C. papillosum, Cutandia* (Gramin.) *memphitica.*

Meist kommen nur 10–12 Arten gleichzeitig vor.

Man könnte bei diesem Biogeozön auch von 2 Synusien sprechen, einer auf stark beweglichem Sand mit *Aristida* u. a. sowie einer zweiten auf schwach beweglichem Sand mit *Ammodendron* u. a., evtl. noch einer dritten aus Ephemeren.

Durch die Sträucher wird der Sand so stark gebunden, daß der Weiße Saksaul *(Haloxylon persicum)* die Vorherrschaft gewinnt und sich auch *Carex physodes* einstellt.

Haloxyletum persici

Diese von Rodin (1963) ausführlich beschriebene wichtigste Pflanzengesellschaft ist an tiefgründige, schwach hügelige Sandflächen mit kaum ausgebildetem Serozem gebunden. Es ist die am stärksten strukturierte Gesellschaft der Karakum, bei der man mehrere Schichten und Synusien unterscheiden kann:

Obere Schicht der niedrigen Bäume und hohen Sträucher: Deckung 20–30%, Höhe 2,5–4,5 m. Dominante Art ist *Haloxylon persicum* (300–600/ha), Subdominanten: *Salsola richteri, Calligonum arborescens, C. eriopodum,* u. a., *Ephedra strobilacea, Ammodendron conollyi* (nur auf Deflationswunden).

Mittlere Strauchschicht: 1,0–1,5 m hoch, nur vereinzelte *Astragalus paucijugus, A. unifoliatus, Smirnowia turkestana,* verschiedene *Calligonum*-Arten (im Einzelbestand insgesamt nur 2–3 Arten von den genannten).

Untere Schicht der Halbsträucher: 30–50 cm hoch, meist 4–5 Arten von folgenden: *Convolvulus erinaceus, C. divaricatus, Haplophyllum* (Rut.) spp., *Mausolea eriocarpa* (Comp.), *Artemisia badkhysi* var. *arenicola, A. lobulifolia* u. a., *Acanthophyllum* spp.

Krautschicht: Insgesamt werden für das Karakum-Gebiet von Korovin (1961/62) 130–140 krautige Arten angegeben, von denen 46,5% ephemer und 19% andere perenn sind. Die wichtigste perenne, als Ephemeroid bezeichnete Art ist *Carex physodes,* deren Deckung 30–40% beträgt (bis 60–70%). Sehr zahlreich sind die Ephemeren, wobei einzelne Arten oft gruppenweise auftreten (Aussamungsherden der Jahre vorher). Besonders häufig sind: *Arnebia decumbens* (Borag.), *Koelpinia linearis* (Comp.), *Papaver pavonium, Senecio subdentatus, Cutandia linearis, Bromus tectorum, Eremopyrum orientale, E. buonapartis, Schismus arabicus, Trisetum cavanillesii* (alles Gram.), *Amberboa turanica* (Comp.), *Erodium oxyrrhynchum, Isatis emarginata, I. trachycarpa, Acantholepis orientalis* (Comp.), *Euphorbia densa, Scabiosa olivieri, Astragalus* spp., *Spirorrhynchus sabulosus* (Cruc.), *Malcolmia* spp. u. a.

Insgesamt kommen in den einzelnen Beständen meist 30–35 Arten vor (vgl. Bestandsaufnahmen bei Nechayeva, 1954b).

Mit dem stärkeren Bewuchs der Sande verschlechtert sich die Wasserversorgung der Pflanzen. Die vegetationslosen Barkhanenfelder speichern etwa 50% des Niederschlagwassers, so daß es, wie bereits erwähnt, unter ihnen zur Ausbildung eines Grundwasserspiegels und zwar mit Süßwasser kommt. Dort wo es an der Barkhanenbasis bis nahe an die Sandoberfläche reicht, kann man inmitten des Dünenfeldes Schilfbestände *(Phragmites)* finden.

Auch die Pionierpflanzen auf den Gipfeln der Haufendünen leiden nicht unter Wassermangel. Der reine Sand enthält höchstens 1,5–2% Korngrößen unter 0,01 mm und hat einen Welkepunkt von unter 1%, während der Wassergehalt in 75 cm Tiefe immer 1–3% beträgt, in 2 m Tiefe sogar 3–5%, z. T. 5–7%. Die Horste von *Aristida karelinii,* deren Wurzeln einen großen Bodenraum durchdringen, können somit auch die Sommerdürre gut überstehen.

Durch die sich zersetzende Streu der Pflanzen nimmt die Menge der feinen Korngrößen beim Stadium der Holzpflanzen auf leicht beweglichem Sande auf 3% zu, wobei noch 0,5% an Humus hinzukommt. Unter den Sträuchern macht sich bereits eine gewisse Bodenaktivität bemerkbar.

Im nächsten Stadium der bewachsenen, unbeweglichen Sande ist der Anteil der feinen Korngrößen schon 4–4,5% und der Humusgehalt ebenfalls höher. Es kommt bereits zu einer Bodenbildung – eines lockeren Serozems. Das gilt in noch höherem Maße für die *Haloxylon persicum – Carex physodes* – Gesellschaft (Abb. 5.3.20).

Durch die Aschenbestandteile der Streu wird dem Boden vor allem Kalk zugeführt, denn der Aschengehalt von *Haloxylon persicum* beträgt 17,3%, wobei nur 6,7% der Asche wasserlöslich sind. Ähnliches gilt für die anderen Holzarten. Viel organisches Material steuert auch die Streu der Kräuter bei. Der Stickstoffgehalt des Bodens steigt auf das 5–6fache im Vergleich zum Dünensand an, der Phosphorgehalt auf das Doppelte. Die Bodenoberfläche weist eine Verdichtung auf, die Wasserkapazität der oberen Bodenschichten steigt. Ein größerer Teil der Niederschläge wird vom Boden in geringer Tiefe zurückgehalten und weniger Wasser, hauptsächlich in guten Regenjahren, in der Tiefe gespeichert. Die Jahresniederschläge schwanken zwischen 24 und 172 mm, während die potentielle Verdunstung 1500–2500 mm erreicht. Da das



Abb. 5.3.20: Frühjahrsaspekt der Karakum: *Haloxylon persicum*-Strauch und *Carex physodes*-Krautschicht (*Carex*-Art mit stark aufgeblasenen Utriculi) bei Repetek (Foto M. P. Petrov).

Wasser aus der tieferen Bodenschicht durch die Wurzeln der Pflanzen aufgenommen wird, bildet sich darunter ein toter Boden aus, der nie angefeuchtet wird, dessen Wassergehalt nur das 1½-fache des hygroskopischen Wassers beträgt und nicht ausnutzbar ist. Doch dürften die Niederschläge ausreichen, um den Wasserbedarf der Vegetation zu decken (p. 253).

In Trockenjahren schränken die Holzpflanzen und die perennen Kräuter die transpirierende Oberfläche stark ein und die Ephemeren entwickeln sich kaum. Sie üben in bezug auf die Wasserbilanz gewissermaßen eine Pufferwirkung aus, wodurch kybernetisch betrachtet, ein Regelkreis mit negativer Rückkopplung zustandekommt.

Dort, wo sich ein besonders dichter *Carex physodes*-Bestand entwickelt, dringt kaum noch Wasser in die tieferen Schichten ein, vor allem wenn, meist außerhalb der Zentralen Karakum, ein dichter Moosteppich aus *Tortula (Syntrichia) desertorum* hinzukommt. Dann ist die Wasserversorgung der Holzpflanzen im Sommer gefährdet und sie sterben ab.

In der russischen Literatur wird vielfach die Ansicht vertreten, daß die Sukzession diesem Endstadium zustrebt, aber diese rein theoretischen Überlegungen dürften unter natürlichen Verhältnissen kaum zutreffen. Denn es wird nicht die Tätigkeit der vielen Nagetiere mit ihrer Wühlarbeit berücksichtigt und der früher großen Wildherden, an deren Stelle jetzt die weidenden Schafherden getreten sind. Durch diese wird ein Zuwachsen der Bodenoberfläche verhindert (p. 264 u. 266).

Das Biogeozön III mit *Haloxylon ammodendron* ist im Sandgebiet eingestreut und auf die tieferen talartigen Mulden beschränkt (Abb. 5.3.21). Viel häufiger wird es außerhalb der Zentralen Karakum angetroffen, wenn in den Sandböden Zwischenschichten aus Lehmen auftreten. Sofern diese in geringer Tiefe liegen und es über ihnen zu einem Wasserstau kommt, stellt sich oft neben *Haloxylon persicum* auch der Schwarze Saksaul – *Haloxylon ammodendron* ein. Diese Art hat eine weite ökologische Verbreitung, kommt meist auf lehmigen Böden vor und ist viel unempfindlicher gegen Salz, fehlt aber auf Solonchakböden. Auf grundwassernahen Böden bildet dieser Baum dichte Gehölze.



Abb. 5.3.21: Dichter Bestand von *Haloxylon ammodendron* in Senken auf schwach salzigem Boden über Grundwasser, Boden dicht von *Carex physodes* bedeckt. Der große Grashorst ist *Lasiagrostis (Stipa) splendens* (Foto PETROV).

Haloxylon ammodendron ist ein Alkalihalophyt, d. h. die Pflanzen haben einen hohen Aschengehalt (22,5% des Trockengewichts) mit sehr viel Na_2O bei relativ geringen Mengen an Chloriden und Sulfaten. Durch die Streu ($4{,}5\,t \cdot ha^{-1}$) wird dem Boden eine Aschenmenge von $252\ kg \cdot ha^{-1}$ pro Jahr zugeführt, was zu einer gewissen Verbrackung führt. Deshalb sind die Begleitpflanzen oft Halophyten, z. B. *Tamarix*-Arten, die auch an Grundwasser gebunden sind. In der Zentralen Karakum findet man nur kleinere Bestände vom Schwarzen Saksaul in Senken des Dünengebiets. In der Transungus-Karakum kommen *Haloxylon ammodendron*-Bestände mit dichten *Tortula desertorum*-Dekken am Boden vor.

Die Biozönosen mit *Haloxylon ammodendron* sind in der Sandwüste weniger verbreitet. Viel besser entwickeln sie sich, wenn die Wurzeln das Grundwasser erreichen. Deshalb kann man in den Flußtälern dichte, bis 14 m hohe Waldbestände mit Bäumen von 1 m ∅ finden. Die Zahl der großen Sträucher und Bäume kann $2500–5000 \cdot ha^{-1}$ betragen. Die Phytomasse wird mit $55\ t \cdot ha^{-1}$ angegeben, die primäre Produktion mit $10{,}5\ t \cdot ha^{-1}$ (nach RODIN 1961). Die meisten wurden durch Holznutzung vernichtet, werden jedoch z. T. wieder aufgeforstet.

Es ergeben sich damit deutliche Beziehungen des Haloxyletum ammodendri einerseits zu dem Auen-Biogeozön-Komplex, andererseits zu dem Takyr-Biogeozön-Komplex oder zu dem Halophyten-Biogeozön-Komplex auf Solonchakböden bei sehr hohem Grundwasserstand.

Die *Haloxylon ammodendron*-Bestände zeichnen sich durch eine besonders ausgeprägte Mosaikstruktur aus. Unter den Baumkronen findet man spezifische Synusien, die ROTSHILD (1960) vor allem in der Kyzylkum-Wüste untersuchte. Unter den Baumkronen ist das Mikroklima infolge der Beschattung, des Windschutzes und der Schneeanreicherung im Winter viel ausgeglichener und milder. Auch der Boden ist verändert. Er enthält mehr Humus und Stickstoff, infolge der ständigen Streuzufuhr, aber auch mehr Salze, die sich bei der Verwesung der Streu bilden, was zu einer Solonzierung und Verdichtung führt. Arten wie *Carex physodes*, aber auch *Artemisia* u. a. fehlen unter den Baumkronen; dafür treten bestimmte Charakterarten auf (Chenopodiaceen u. a.), die hygrophiler, nitrophiler und halophiler sind, also gewisse ruderale Züge aufweisen. Baue von *Rhombomys opimus* sind unter den Bäumen häufig und machen die Mosaikstruktur noch komplizierter. Unter dem Baumtrauf stehen die Ephemeren oft besonders dicht.

Nicht so ausgeprägt, aber doch ebenfalls deutlich sind die Besonderheiten der Mikrobiotope unter *Haloxylon persicum* und anderer Sträucher. Sie sind zugleich für die tierischen Organismen besondere ökologische Nischen.

b) Takyr-Biogeozön-Komplexe der Karakum

In der eigentlichen Sandwüste kommen nur kleine Takyrflächen dort vor, wo durch Abwehen der obersten Sandschichten ein Entblößen von festen, tonigen, geologisch älteren Schichten stattfindet. Nach starken Regen staut sich auf diesen das Wasser, sie werden nur leicht überflutet, worauf das Wasser bald wieder verdunstet. Der nur vorübergehend benetzte Boden ist ein geeigneter Biotop für die Algengesellschaften der Takyre. Diese können den Ausgangspunkt einer ökologischen Reihe bilden, die auch eine Sukzession sein kann, wie schon auf p. 238 ausgeführt wurde. Eine solche Reihe ist ein typisches Beispiel für einen Biogeozön-Komplex.

Über die Abflußraten gibt die Tabelle 5.2 (p. 238) Auskunft.

Größer als an Regentagen ist der Abfluß beim Abtauen des Schnees. Das Abtauen einer 33 mm dicken Schneeschicht im März 1948 ergab eine Ablaufmenge von 16,6 mm. Der Abfluß von einer trockenen Takyrfläche beginnt stets nach etwa 3 mm Regen, von einer feuchten schon früher. Bevor der Abfluß beginnt, müssen sich die Spalten der 2–3 cm dicken Bodenkruste vollkommen schließen. Durch Quellung der tonreichen Schicht erfolgt dies relativ rasch. Auf den Takyren am Fuß des Kopet Dag, die weniger tonig sind, ist der Abfluß etwas geringer, obgleich das Gefälle größer ist.

An einzelnen Stellen der Takyre bleibt das Wasser länger stehen, und der Boden wird tiefer durchfeuchtet. Dadurch haben Ephemeren mit einer Pfahlwurzel die Möglichkeit sich anzusiedeln. Auch erodierte Stellen mit tieferen lockeren Sedimenten oder auf die Takyre aufgewehter Sand von benachbarten Dünen sind ein gutes Keimbett für die im Boden abgelagerten Samen, die das Wasser von den Hängen herabschwemmt. In einer Bodenschicht von 6 cm, die in einer Erosionsrinne abgelagert wurde, fand man auf $1\ m^2$ 31 000 Samen (RODIN und SUKHOVERKO 1956). Natürlich bleiben nur die Keimlinge von für den Standort geeigneten Arten erhalten und wachsen heran. Zuerst sind es meistens

Salsola turcomanica, Halimocnemis mollissima, Lepidium perfoliatum, Malcolmia africana u. a. Es folgen einjährige Gräser *(Hordeum leporinum, Eremopyrum orientale)* mit feinfilzigem Wurzelsystem und schließlich auch *Poa bulbosa.* Mit dieser wird die Bodenbildung beschleunigt; Halbsträucher treten auf (*Artemisia* spp.) und als besonders typische Art der Alkaliphyt *Anabasis salsa.* Die gebildete organische Masse erreicht höchstens $3\,t \cdot ha^{-1}$, wobei ein Drittel auf die oberirdische und zwei Drittel auf die unterirdische entfallen (RODIN 1961). Bodenalgen spielen weiterhin eine wichtige Rolle. Meist tritt eine leichte Verbrackung ein, was eine weitere Änderung der Vegetation nach sich zieht.

Weiter verbreitet als diese echten Takyre sind die takyrartigen Flächen, bei denen die Tonkruste nicht so dicht ist und die deshalb eine halophile Vegetation tragen.

c) Halophyten der Karakumkomplexe

In den tiefen Reliefteilen der Sandwüste kann das Grundwasser so nahe unter der Bodenoberfläche stehen, daß diese durch den kapillaren Aufstieg des Wassers dauernd feucht gehalten wird. Infolge der starken Verdunstung reichern sich dann die im Grundwasser enthaltenen Salze an und es bilden sich Solonchakböden. Es entstehen Salzpfannen, die als «Schory» bezeichnet werden mit einer Zonation von Pflanzengesellschaften. Wir können diese zu einem Biogeozön-Komplex zusammenfassen, der einer ökologischen Reihe entspricht mit abnehmender Salzkonzentration bei zunehmender Tiefe des Grundwasserstandes vom Zentrum der Pfanne zur Peripherie (vgl. p. 236).

Zuweilen treten auch salzabscheidende Gräser auf, meist *Aeluropus litoralis.*

Um alle strauchförmigen Arten auf den Salzböden wird von den benachbarten Dünen verwehter Sand abgelagert.

Die Dünen um *Halocnemum* bleiben niedrig (0,5 m), dagegen lagert sich um den rasch wachsenden *Tamarix*-Strauch viel Sand ab, ebenso um *Nitraria,* die im Gebiet einheimisch ist (BLAGOVESHCHENSKIY 1955). Es kann dabei um die Salzpfannen zur Ausbildung einer «Nebka»-Landschaft kommen, wie man sie in Nordafrika nennt (Bd. 2, p. 383): Über den Solonchakboden erheben sich in regelmäßigen Abständen Haufendünen, aus denen die Zweigspitzen der Sträucher herausragen. Die Sträucher selbst wurzeln in dem Grundwasser. Bläst der Wind aus einer Richtung wie zwischen den Balkhanen-Bergen, dann nehmen die Haufendünen allmählich die Form von längeren in der Windrichtung gestreckten Rücken an.

Diese Haufendünen sind ein günstiger Standort für nicht halophile krautige Arten; sie beherbergen auch eine eigene Fauna und bilden somit ein Mikro-Ökosystem.

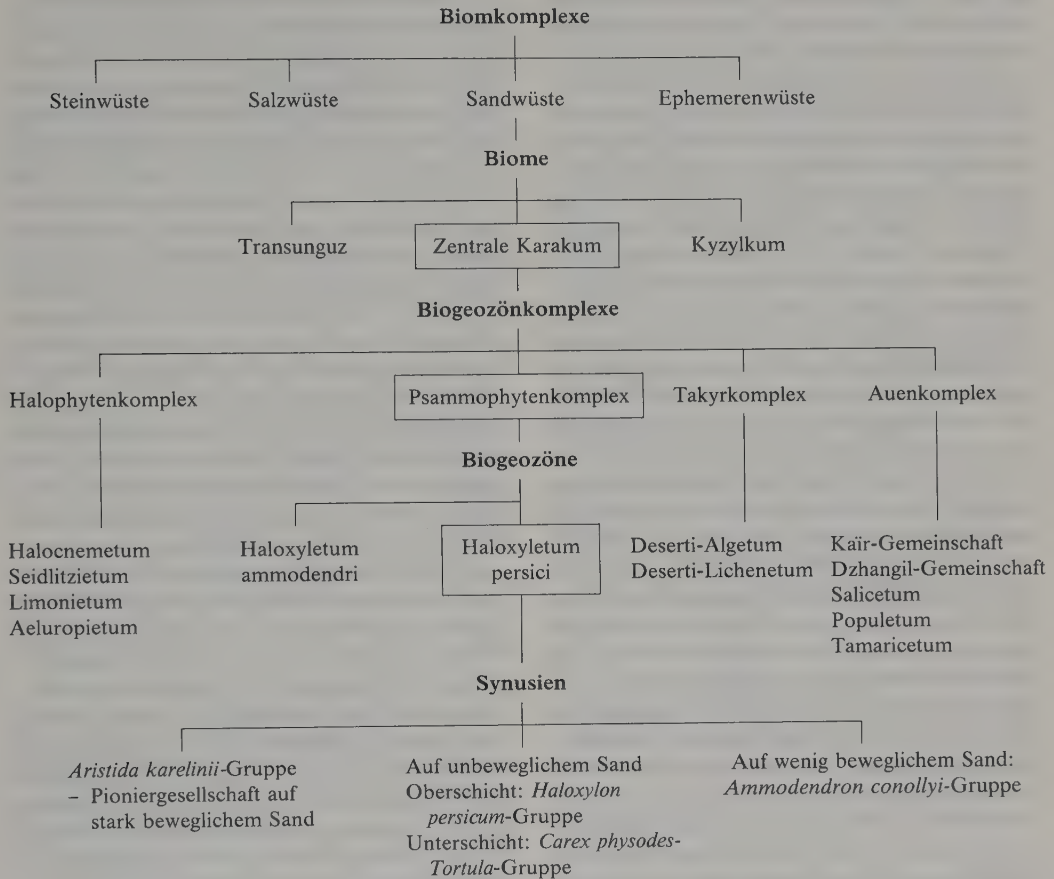
Am Rande von solchen Depressionen mit Salzpfannen wachsen oft *Haloxylon ammodendron*-Bestände (Abb. 5.3.21).

Charakteristisch ist für die Eu-Halophyten der stets sehr hohe Gehalt ihrer transpirierenden Organe an Na und Cl (BAZILEVICH et al. 1972) ebenso auch in ihrer Streu (Tab. 5.9).

Es handelt sich um typische Chlorid-Halophyten. Die Phytomasse dieser Biogeozöne ist nicht hoch: *Halocnemum* $1{,}76\,t \cdot ha^{-1}$, davon 59% Wurzeln (Streu $0{,}515\,t \cdot ha^{-1}$), *Kalidium* $1{,}38\,t \cdot ha^{-1}$, davon 75% Wurzeln (Streu 0,7 t). Mit der Streu gelangen Na^+ und Cl^- als NaCl in den Boden zurück und können dessen Versalzung erhöhen. Die Hauptversalzung erfolgt an diesen feuchten Standorten allerdings durch das kapillar aufsteigende Grundwasser, das verdunstet und die gelösten Salze zurückläßt. Diese Salze enthalten einen viel größeren Anteil an NaCl von dem gesamten Salzgehalt als die Streu, in der relativ mehr an K, Ca und Mg enthalten ist. Deshalb sind die aus der Streu stammenden

Tab. 5.9: Gehalt an Na^+ und Cl^- in % des TG bei den verschiedenen Organen und der Streu von *Halocnemum strobilaceum* (H. s.), *Kalidium caspicum* (K. c.) und *Salsola turcomanica* (S. t.)

Untersuchte Teile	H. s.		K. c.		S. t.	
	Na^+	Cl^-	Na^+	Cl^-	Na^+	Cl^-
Einjährige Triebe	5,37	10,05	10,50	8,63	5,90	11,06
Ältere Triebe	2,08	1,68	1,46	1,28	–	–
Wurzeln	1,65	2,09	2,84	1,93	1,04	1,19
Streu	3,10	5,18	–	–	–	–



Salze für das Pflanzenwachstum günstiger als die vom Grundwasser. Man ist deshalb auch berechtigt, von einer gewissen Entsalzung durch die Streu zu sprechen. Tatsächlich bereiten die Halophyten den Boden für die Ephemeren vor, natürlich auch durch das Auffangen von angewehtem salzfreiem Sand.

Ökologische Gliederung der Karakum
Bei diesem so eingehend untersuchten Biomkomplex läßt sich die Gliederung bis zu den Synusien durchführen (vgl. Schema oben).

5.4 Die Konsumenten

Allgemeines
Diese wurden vor allem in der Karakum als eine wichtige Komponente des Ökosystems untersucht.

Turkmenien ist ein Gebiet, das schon im Neolithikum besiedelt war und in dem in der späteren Geschichte wiederholt große Reiche gegründet wurden, die wieder untergingen. Unter diesen Umständen konnte die ursprüngliche Tierwelt nicht ungestört bleiben. Vor allem die Tiere, die als Jagdbeute für den Menschen von Bedeutung sind und die großen Raubtiere, die ihn gefährden, wurden von den besiedelten Randgebieten aus auch in der Wüste dezimiert. Die großen Wildherden mit Tausenden von Saiga-Antilopen, Tarpanen (Wildpferden) und Kulanen (Wildeseln), von den in alten Chroniken berichtet wird, sind verschwunden. Auch die Raubtiere wurden zum Schutz der Viehherden ausgerottet. Dadurch wurde das in der Natur bestehende Gleichgewicht gestört. Von der Ausrottung der Raubtiere und Raubvögel profitierten die Nagetiere, die heute unter den Säugetieren die zahlenmäßig größte Gruppe bilden.

Auch die Arthropoden wurden wegen ihrer Kleinheit wenig berührt. Doch liegt eine zusammenfassende Darstellung über diese besonders artenreiche Tiergruppe nicht vor.

An heißen Sommertagen macht die Sandwüste hinsichtlich der Tierwelt einen toten Eindruck; weder sieht man Tiere, noch hört man sie. Die Wüste ist bis auf das durch Wind verursachte Geräusch absolut still. Aber der Schein trügt, das Leben erwacht erst nachts. Da sich der Boden am Tage an der Oberfläche bis auf 60 ° C, im Extrem sogar auf 80 ° erhitzt und die Luft sehr trocken ist, suchen fast alle Tiere Schutz im Boden, in den vielen unterirdischen Bauen, wo es kühl und die Luft mit Wasserdampf nahezu gesättigt ist. Dadurch verliert der tierische Körper kaum Wasser, was bei der Spärlichkeit der Wasserstellen für das Überleben von Bedeutung ist. Viele Tierarten haben überhaupt keine Möglichkeit, Wasser aufzunehmen, sondern sie dekken ihren Wasserbedarf, indem sie wasserhaltige Pflanzenteile als Nahrung aufnehmen, wobei noch zusätzlich das metabolische Wasser von Bedeutung ist, d. h. das Wasser, das bei der Atmung entsteht. Da es nachts kühl ist und die Luft relativ feucht, ist der Wasserverbrauch bei dem Aufenthalt über dem Boden ebenfalls verhältnismäßig gering. Die flüssigen Ausscheidungsprodukte der Tiere sind sehr konzentriert und ihre Menge klein.

Auch die Tierwelt zeigt somit sehr spezielle Anpassungen an die harten Lebensbedingungen, denen sie in der Wüste ausgesetzt ist, genau so wie die Pflanzenwelt.

Die Rolle der tierischen Organismen in der Karakum-Wüste ist eine sehr mannigfache (Rodin 1961, Kunin 1955):

a) als Konsumenten ernähren sich die Herbivoren auf Kosten der gebildeten Pflanzensubstanz, während die Raubtiere die Herbivoren fressen und damit ihre Anzahl regulieren,
b) sie lockern die Sandoberfläche durch Tritt auf, z. B. die Huftiere, und verhindern dadurch die ungünstige Verkrustung oder Verdichtung,
c) beim Anlegen von unterirdischen Bauen lagern sie die oberen Sandschichten um, z. B. die Nagetiere oder die Ameisen,
d) sie beeinflussen die generative Verbreitung der Pflanzen, indem sie die Früchte oder Samen epi- bzw. endozoochor verschleppen oder diese in den Boden hineintreten und auf diese Weise die Keimung wesentlich erleichtern.

Die Bedeutung der Tiere in einem Ökosystem als Konsumenten ist weniger eine quantitative, sondern mehr eine qualitative. Die Gesamtmenge der konsumierten Pflanzensubstanz ist gering, aber dadurch, daß bestimmte Arten durch die Vernichtung der für die Vermehrung wichtigen Teile (Früchte, Samen) geschädigt werden, greifen die Tiere in das Wettbewerbsverhältnis der Pflanzen ein und verhindern, daß eine Art die absolute Vorherrschaft erhält. Andererseits werden die tierischen Schädlinge durch die Rauborganismen in Schach gehalten. Es ergeben sich somit eine große Zahl von ineinandergreifenden Regelkreisen, wodurch das dynamische Gleichgewicht des Ökosystems aufrechterhalten wird. Leider sind diese komplizierten Zusammenhänge noch nicht genügend untersucht worden. Rodin hat die zoogenen Veränderungen der Vegetation im westlichen Turkmenien, soweit sie bekannt sind, zusammengestellt (Rodin 1961, S. 84–106).

Sehr anschaulich werden diese Verhältnisse von Zaletayev (1976) geschildert, besonders für die Tierbesiedlung unter den Kronen von *Haloxylon ammodendron*. Er macht auch darauf aufmerksam, daß 65% des Jungwuchses dieser Art auf Bau-Auswürfen von Nagern gefunden werden; wahrscheinlich ist der gelockerte Boden als Keimort günstig, auch fehlt der Wettbewerb anderer Pflanzen. Schädlich sind dagegen die Larven von *Turcmenigena varentzovi*, die im Wurzelhals alter Bäume leben und die Infektion des Holzes durch den Pilz *Poria desertorum* begünstigen. Letzterer zerstört das Holz, so daß 30–45jährige Stämme meist umfallen. Der Hügel, der sich um den Baum bildet, wird ausgeweht und es bildet sich eine Mulde. Auf dieser siedelt sich *Carex physodes* an, wonach eine Verebnung stattfindet.

Auf diese Weise bewirken die tierischen Organismen oft eine Reihe von Mikro-Sukzessionen mit sich ständig ändernden Mikro-Biotopen.

Die Säugetiere im Schutzgebiet bei Repetek

Das seit 1928 unter Naturschutz stehende Gebiet bei der Wüstenstation Repetek ist 34 000 ha groß. Von diesen gehören 18 000 ha zur *Haloxylon persicum-Carex physodes*-Sandvegetation mit kleinen wenig beweglichen Sandhügeln, die von *Aristida karelinii* und *Ammodendron conollyi* bewachsen sind; 14 000 ha umfassen das Wanderdünengebiet mit Dünentälern dazwischen, und die restlichen 2000 ha werden von tiefer

gelegenen Sandflächen mit *Haloxylon ammodendron*-Beständen eingenommen.

In diesem relativ unberührten Gebiet wurden etwa 200 Arten von Wirbeltieren festgestellt (29 Säugetier-, 23 Reptilien- und über 140 Vogelarten). Die Wirbellosen sind noch ungenügend untersucht, doch sind allein an Insekten über 1000 Arten vorhanden (KUZNETZOV u. a. in «Resources» 1975, S. 142).

Eine genauere Beschreibung der Tiere gibt STALMAKOVA (1955). Die Arten werden in der Reihenfolge der einzelnen Tiergruppen angeführt:

Insectivora:

Der wichtigste Vertreter ist der Ohrenigel *(Hemiechinus auritus)*. Diese ziemlich häufig anzutreffende Tierart bewohnt alte Nagetierbaue unter ausgewehten Sträuchern. Auf der Nahrungssuche kann er nachts bis zu 5 km zurücklegen. Seine Beute sind Reptilien und verschiedene Arthropoden.

Zu dieser Tiergruppe gehören auch die Spitzmäuse *Diplomesodon pulchellum* und *Crocidura suaveolens* mit einer ähnlichen Lebensweise.

Chiroptera:

Die Fledermäuse (*Vespertilio* spp.) brauchen am Tage einen Unterschlupf, der ihnen in der Wüste fehlt. Sie halten sich deshalb in der Nähe der Station auf. Man findet sie unter den Hausdächern und in anderen Gebäudeteilen. 1948 wurden etwa 500 Exemplare gezählt.

Rodentia:

Die Nagetiere sind die wichtigste Gruppe in der Sandwüste und ökologisch von größter Bedeutung.

Der Ziesel *(Spermophilopsis leptodactylus)* ist überall, aber nicht sehr zahlreich verbreitet. Seine Nahrung besteht aus Graminiden sowie Kräutern, während er die Halophyten verschmäht. Von seinem Bau entfernt er sich nur 100–150 m, bei sehr lichtem Pflanzenbestand 200–300 m. Dieser Nager verträgt relativ hohe Temperaturen und verläßt den Bau am Tage. Nur bei großer Hitze sucht er Zuflucht unter der Erde, insbesondere auch bei Regenwetter. Seine Hauptnahrung besteht aus den Früchten von *Calligonum,* den krautigen Ephemeren sowie den Zwiebeln der Ephemeroiden. Letztere findet er nach dem Geruch selbst in 7–9 cm Tiefe im Boden. Das gilt auch für andere Nager. RODIN erwähnt, daß man oft Stellen findet, auf denen *Allium, Tulipa, Iris* u. a. Ephemeroide fehlen, obgleich man sie dort erwarten würde. An den vielen Grübchen, in denen immer Reste von Zwiebelschuppen zu erkennen sind, merkt man, daß diese von Nagern ausgegraben und aufgefressen wurden.

Von den Stachelschweinen kommt *Hystrix hirsutirostris* vor. Diese Art lebt in dicht verwachsenen *Haloxylon ammodendron*-Beständen und legt bei der Nahrungssuche in der Nacht oft bis über 9 km zurück. Die Nahrung besteht auf Salzflächen aus den Früchten von *Nitraria,* außerdem aus Zwiebeln von *Tulipa* und den Wurzeln der *Ferula.*

Die Springmäuse sind durch drei Arten vertreten. *Dipus sagitta* (Pfeil-Springmaus) verläßt seinen Bau nur nachts und verschließt am Tage den Eingang mit Sand. Bei der Nahrungssuche entfernt sich dieser Nager bis zu 1 km vom Bau. Auf der Flucht vollführt er Sprünge bis zu 2 m und gräbt sich rasch in den Sand ein. Seine Hauptfeinde sind die Eulen. Die Nahrung besteht aus den Früchten und assimilierenden Zweigen der Sträucher, den Früchten und Sprossen der Kräuter sowie aus Insekten. Das ist auch die Nahrung der Wüstenspringmaus *(Eremodipus lichtensteinii),* die man überall, aber nur sporadisch findet. Dagegen ist *Paradipus ctenodactylis* eine weit verbreitete und zahlreich auftretende Art, die immer an eine Strauchvegetation gebunden ist, wenn zugleich leicht bewegliche Sandflächen vorhanden sind, in denen der unterirdische Bau angelegt wird. Dieser reicht bis in die feuchten Sandschichten hinein, während der Eingang immer wieder vom trockenen Sand zugeschüttet wird. Die Nahrung liefern ihm die Sträucher, die auf solchen offenen Sandflächen wachsen, wie *Ammodendron-* und *Calligonum*-Arten, *Salsola richteri, Astragalus paucijugus* und *Haloxylon persicum,* wobei er auch die Zweige ziemlich hoch über dem Boden abnagt. Durch die Beschädigung der Sträucher wird die Sandverwehung gefördert. Der Winterschlaf dieser Art dauert 37–78 Tage, zu einer Zeit, wenn keine *Haloxylon*-Früchte vorhanden sind. Er erwacht, wenn *Haloxylon* im Frühjahr austreibt. Zu dieser Zeit beginnt die Temperatur in dem 2–2,5 m tiefen Bau wieder anzusteigen.

Die Wühlmaus *(Ellobius talpinus)* kommt im SE-Karakum-Gebiet nur in der Nähe von Oasen vor. Aber 1940–1943 wurde sie im Naturschutzgebiet beobachtet, wo sie sich auf einer 150 m^2 großen Fläche ausbreitete und sich von den Wurzeln der Sträucher *Haloxylon* und *Ammodendron* ernährte.

Die Rennmaus *(Rhombomys opimus)* ist wohl

der wichtigste und verbreitetste Nager. Im September 1938 wurden im Haloxyletum ammodendri 1600 Exemplare · km^{-1} gezählt, im Haloxyletum persici jedoch nur 39 und in ausgewehten Beständen nur 2. Doch schwankte die Zahl auf einer 5 ha großen Probefläche in den Jahren 1936–1950 sehr stark zwischen 0 und 135. Am dichtesten werden die Flächen mit *Carex physodes* besiedelt. Auf solchen wurden 7000 Eingänge · ha^{-1} zu den unterirdischen Gängen gezählt. Diese Gänge verlaufen in 50 cm Tiefe direkt unter den Rhizomen der *Carex physodes,* dort wo der Wassergehalt des Sandes nicht unter 0,5% fällt und die Temperatur nur zwischen 18° und 35°C schwankt. Die Nistkammer liegt in 80–120 cm Tiefe. In ihr beträgt die Feuchtigkeit mehr als 80% und die Temperatur übersteigt 30°C nie. Außerdem werden Speisekammern eingerichtet (70 cm lang und 50 cm breit), in denen die eingebrachte Nahrung verzehrt wird. *Rhombomys* siedelt in einzelnen Familien, die aus den 2 Elterntieren und 13–16 Jungen aus den zwei letzten Würfen bestehen dort, wo viel Nahrung vorhanden ist. Denn bei der Nahrungssuche gehen die Tiere nur wenige Meter vom Bau weg. Die Baue der einzelnen Familien sind auf einer Fläche von 1,5–2 ha durch Gänge miteinander verbunden. Bei reichlicher Nahrung bleiben die jungen Tiere über ein Jahr bei den Eltern. Sonst wandern sie nach 4 Monaten ab. Dieser Nager bleibt das ganze Jahr über aktiv und legt Wintervorräte an. Im Sommer verlassen die Tiere den Bau am frühen Morgen und abends, im Winter an schönen Tagen um die Mittagszeit. Als Nahrung dienen die verschiedenen Teile des Saksaul, im Sommer, wenn die Zweige salzhaltiger sind, nur die Früchte. Außerdem werden die frischen und trockenen Teile der Kräuter gefressen und vor allem die Rhizome von *Carex physodes*. In Dünentälern kommt ein Bau pro m^2 vor und aus einem Bau kann man 1 kg Heu herausholen, das zu 90% aus *Carex physodes*-Rhizomen besteht. Auf solchen Flächen verschwindet *Carex physodes* und wird durch einjährige Gräser ersetzt, wie *Bromus tectorum, B. macrostachys* und *Eremopyrum orientale* (RODIN 1961). Durch die Wühlarbeit werden bis 1,2 t an Boden ausgeworfen. Dieser lockere Boden wird leicht vom Wind verweht, wodurch ein Zuwachsen des Bodens mit *Carex* und Moosen verhindert wird (vgl. p. 260).

Neben dieser Art ist auch die Südliche Rennmaus *(Meriones meridionalis)* häufig. Diese Nager bewohnen im Winter bewachsene Sandflächen, ziehen jedoch im Frühjahr in die Dünengebiete um, wo sie ihren Bau in Dünentälern unter Pflanzen anlegen, seltener auf offenen Sandflächen. Ihre Nahrung ist konzentriert und besteht aus Früchten und Samen, in geringerem Ausmaße aus krautigen Pflanzenteilen. Den forstlichen Saksaul-Ansaaten fügen sie großen Schaden zu, weil sie es verstehen, mit großer Sicherheit die ausgelegten Früchte im Boden zu finden.

Meriones erythrourus, die Rotschwanz-Rennmaus, ist im Gegensatz zu der vorigen Art im Naturschutzgebiet nur ganz vereinzelt gefunden worden. Sie scheint sich jedoch in Ausbreitung zu befinden, denn seit 1942 machte sie sich in den Scheunen der Station bemerkbar, aus denen sie die zur Aussaat bestimmten Samen und Früchte verschleppte. Sie stellte sich dabei auf neue Arten um – *Elaeagnus*-Früchte und Baumwollsamen. Die Tiere vermehrten sich dabei so rasch, daß man sie bekämpfen mußte.

Auch der Wüstenhase *(Lepus tolai)* ist im Naturschutzgebiet verbreitet. Er ist sehr beweglich, wenn er auch seine Lagerstellen meist auf bewachsenen Sandflächen hat. Im Frühjahr nährt er sich von den frischen vegetativen Teilen der Kräuter, sonst von den Rinden der großen Sträucher *Ammodendron conollyi, Eremosparton flaccidum, Calligonum arborescens* und *Astragalus paucijugus,* während er *Haloxylon*- und *Salsola*-Arten nicht beschädigt. Selbst bei einer geringen Zahl von 2–3 Hasen pro km^2 ist der durch sie angerichtete Schaden sehr groß. In der Nähe von *Haloxylon ammodendron*-Beständen sind alle *Ammodendron*- und *Eremosparton*-Sträucher angenagt. Junge Sträucher werden ganz abgebissen. Deswegen erschwert er die Arbeiten zur Befestigung des Dünensandes, weil dafür gerade die von ihm bevorzugten Sträucher verwendet werden.

Ungeachtet dessen, daß die tierischen Organismen im Gegensatz zu den Pflanzen beweglich sind, kann man doch feststellen, daß sie oft an bestimmte Phytozönosen streng gebunden sind. Obgleich die Rennmäuse *Meriones erythrourus* und *Rhombomys opimus* in der Sandwüste im gleichen Gebiet vorkommen, unterstreicht RODIN, daß sie nie zusammen siedeln. Das gilt auch für andere Nagetiere.

Durch die grabende Tätigkeit der Nager wird der Boden mit organischen Stoffen, wie Harn, Exkrementen, Leichen, Pflanzenresten angereichert, aber auch die Struktur des Bodens wird gestört und aufgelockert. Die ausgeworfene Er-

de verstärkt das Mikrorelief oder fördert die Bodenerosion. Oft besitzt der umgelagerte Boden einen höheren Salzgehalt, wenn er aus tieferen Schichten stammt.

Auf Takyrflächen wird durch Nagetierbaue die Tonkruste durchbrochen, so daß Sträucher sich ansiedeln können, die sonst ganz fehlen.

Auf dem Sandboden von verlassenen Nager-Kolonien treten zunächst ruderale Arten auf, nach ausgiebigen Regen auch *Bromus tectorum*.

Den Nagetieren wurde eine besondere physiologisch-ökologische Studie gewidmet (STALMAKOVA 1954). Für diese Tiergruppe ist der Sommer wegen Mangel an wasserreicher Nahrung eine besonders schwierige Periode. Die saftigen Organe der sukkulenten Pflanzen enthalten um diese Jahreszeit so viele Salze, daß sie von den Nagern nicht mehr gefressen werden. Die Tiere sind auf wasserarme Nahrung angewiesen, wie Samen, trockene Blätter und Stengel und einige etwas saftigere Zwiebeln und Wurzeln oder Rhizome von *Carex physodes*. Der Durst der Nager im Sommer ist so groß, daß sie nachts zur Versuchsstation kommen und aus einer Wasserpfütze bei der Pumpstation trinken.

Es wurden exakte Versuche durchgeführt zur Berechnung der Wasserbilanz der Nager. Verwendet wurden folgende Arten: *Spermophylopsis leptodactylus, Dipus sagitta, Meriones meridionalis* und *Rhombomys opimus*. Die Wasserbilanz war im Frühjahr bei wasserreicher Nahrung ausgeglichen, bei *Meriones* auch im Herbst, da sich diese Art dann von saftigen *Salsola*-Früchten ernährt. Im Sommer war sie stets negativ, d. h. die Tiere mußten metabolisches Wasser verwenden, das bei der Veratmung der Kohlenhydrate aus der Nahrung gewonnen wird. Reichte dieses Wasser nicht aus, so wurden Körperfette oder Eiweiße veratmet, wobei die Tiere stark an Gewicht abnahmen.

Infolge der angespannten Wasserbilanz vermehren sich die Nagetiere in der Karakum-Wüste nur während der kurzen günstigen Frühjahrszeit im März–April. Kommen dieselben Arten auch in feuchteren Steppengebieten vor, so haben sie dort 2–3 Wurfzeiten. *Citellus fulvus*, der nur in der nordwestlichen Karakum verbreitet ist, verfällt in einen Sommerschlaf, sobald die krautigen Pflanzen abtrocknen.

Carnivora:

Von den Musteliden wurde das Mauswiesel *(Mustela nivalis)* nur einmal neben dem Bau vom Ziesel *(Spermophilopsis leptodactylus)* festgestellt, dagegen ist der Tigeriltis *(Vormela peregusna)* allgemein verbreitet. Diese Art scheint sich hauptsächlich von den großen Wühlmäusen *(Rhombomys opimus)* zu ernähren.

Von den Caniden wurde der Wolf *(Canis lupus desertorum)* im Naturschutzgebiet niemals gesehen, obgleich er im Winter in der Karakum-Wüste vorkommt, wahrscheinlich weil Wasserstellen fehlen. Ebenso hält sich der Schakal *(Canis aureus)* nur in der Nähe der Oasen am Murgab und an der Amudarya auf. Dagegen ist der Fuchs *(Vulpes vulpes flavescens)* im Bereich des Naturschutzgebiets das häufigste Raubtier, das sich von kleinen Säugetieren, Vögeln, Reptilien, aber auch von den Sandschaben *(Anisogamia tamerlana)*, Skorpionen *(Liobuthus kessleri)*, Walzenspinnen *(Galeodes fumigatus)* und Taranteln *(Tarantula bergsoeii)* ernährt. Im Bauch eines im Dünengebiet erlegten Fuchses wurden 12 Taranteln und 2 Skorpione gefunden. Im Herbst und Winter versuchen die Füchse Hühner aus der Stationssiedlung zu holen. Der Steppenfuchs oder Korsak *(Vulpes corsac turcmenicus)* wurde nur einmal bei der Station auf dem Eisenbahngeleise gesichtet.

Von den Feliden ist die gefleckte Wildkatze *(Felis ocreata)* sehr häufig. Sie hält sich in ausgewehten Sandflächen in der Nähe der *Haloxylon ammodendron*-Bestände auf, in denen viele Vögel nisten. 1940 wurde festgestellt, daß 50% der Nester der Grasmücke *(Sylvia curruca)*, der Nachtigall *(Erythropygia)* sowie vom Rotzissel *(Rhodospiza obsoleta)*, vom Dunkel-Breitschwanz *(Scotocerca platyura)* und der Turteltaube *(Streptopelia turtur)* durch die Katzen zerstört waren. Am Tage hält sich die Katze in nicht sehr tief ausgehobenen Gruben neben Sträuchern auf. Der Dünenkater *(Felis margarita thinobius)* wurde nur einige Male beobachtet, ebenso wurde eine Fährte, die auf den Wüstenluchs *(Lynx caracal)* hinwies, nur einmal gesehen.

Artiodactyla und Perissodactyla:

Wildsauen *(Sus scrofa)* kommen im Frühjahr, wenn sich die Ephemeren entwickeln, aus den Auenwäldern an der Amudarya weit in die Sandgebiete herein. Ihre Spuren wurden im Naturschutzgebiet beobachtet, sie hatten hier die Zwiebeln von *Eminium lehmannii* herausgewühlt. Ständig halten sie sich im Gebiet nicht auf.

Ein anderer Paarhufer ist die Djeiran-Gazelle *(Gazella subgutturosa)*. Im Naturschutzgebiet findet man dauernd nur eine kleine Zahl. Die meisten kommen im Oktober, wenn die Gazel-

len sich auf Wanderschaft begeben. Sie halten sich im Haloxyletum persici auf, wo sie sich von den trockenen Blättern der *Carex physodes* ernähren, oder in den Dünen, wo sie *Heliotropium arguzioides* fressen. Anfang März wandern die meisten wieder ab. Der Rest sucht in den dichten *Haloxylon ammodendron*-Beständen Zuflucht oder schläft am Tage in den Dünen unter einem Strauch. Wasser brauchen sie nicht, obgleich sie von trockenen Seggenblättern leben und die saftigen Triebe des Saksauls nicht fressen.

Noch vor 100–200 Jahren, bevor die Feuerwaffen allgemein in Gebrauch kamen, gab es große Herden von Antilopen (außer der genannten auch die Antilope *Saiga tatarica*), ebenso auch das Wildschaf *(Ovis orientalis oreal)*. Herden von 500–1000 Tieren waren nicht selten. Das gleiche gilt für den Unpaarhufer, den Kulan *(Equus hemionis)*. Auch von diesem Wildpferd oder -esel waren noch zu Beginn des Jahrhunderts Herden bis zu 1000 Stück in Südkasakhstan im Balkhasch-Gebiet vorhanden. Heute dürften sie ausgerottet sein. Nur in Ost-Iran gibt es noch kleine Herden.

Diesen Wildherden kam sicher eine große ökologische Bedeutung zu. Solche Herden lokkern beim raschen Lauf die Sandoberfläche auf und verhindern damit das Zuwachsen mit *Carex physodes* und Moos, das sich auf die Produktion der Sandvegetation eher ungünstig auswirkt. Deswegen dürfte das theoretisch angenommene Endstadium (p. 260) niemals eintreten. Denn gerade die mit *Carex physodes* bewachsenen Flächen dürften das Hauptweideland für das Wild gewesen sein. Heute sind an die Stelle dieser wilden Huftiere die Haustiere des Menschen getreten. Es sind die vielen Schafherden. Turkmenien ist die Heimat des Karakul-Schafes, das die schwarzen Persianerfelle liefert. Es wurde noch zu deutscher Kolonialzeit nach Südwestafrika eingeführt; die Karakul-Fellchen wurden in diesem Trockengebiet zu einem der wichtigsten Exportartikel.

Bei zu starker Beweidung erfolgt eine völlige Degradation der Pflanzendecke, während eine leichtere Beweidung sich günstig auswirkt. Teilweise degradierte Flächen erholen sich bei Schutz vor Beweidung wieder, aber bei dauerndem Schutz bildet sich eine Bodenkruste aus Moosen, Flechten und Algen, es dringt weniger Regenwasser in den Boden ein, infolgedessen verarmt die Vegetation.

Die Großtiere sind eine für die nachhaltige Produktivität des Ökosystems notwendige Komponente (Nechayeva 1979).

Andere Wirbeltiergruppen des Schutzgebietes
In letzter Zeit sind auch die anderen Wirbeltiergruppen ebenso wie die Wirbellosen genauer untersucht worden (Nechayeva 1975). Von den Vögeln werden 25 nistende Arten genannt, von denen 13 Arten nistende Zugvögel sind (in ganz Turkmenistan 60 Arten). An Reptilien wurden 18 Arten festgestellt (in Turkmenistan 40 Arten).

21 Vogelarten nisten in den waldartigen *Haloxylon ammodendron*-Beständen, in denen man auch 11 Reptilien- und 19 Säugetierarten findet. In dem Dünengebiet mit beweglichem Sand, aber Bewuchs, sind es 12 Vogelarten, 11 Reptilienarten und 15 Säugetierarten.

Von den Reptilien bewohnen 2 Geckonen *(Gymnodactylus russowi* und *G. caspius)*, die Pfeilschlange *(Psammophis lineolatus)* und der Waran *(Varanus griseus)* alle 3 unterschiedenen Biogeozöne. Nur im beweglichen Sand findet man 7 Reptilienarten *(Phrynocephalus interscapularis, Ph. mystaceus, Crossobamon eversmanni, Teratoscincus scincus, Eryx miliaris, Eremias scripta, E. grammica)*. In den Beständen der beiden *Haloxylon*-Arten kommen vor *Agama sanguinolenta, Eremias intermedia* und *E. lineolata, Echis carinata, Coluber tyria, C. karelini* und die Schildkröte *Testudo horsfieldi*.

Die Schildkröten gehören zu den wichtigsten Herbivoren, denn es kommen bis 100 Exemplare $\cdot$ ha^{-1} vor. Eine Schildkröte frißt pro Tag mehrere hundert Gramm an jungen Trieben und Blütenständen vor allem der Ephemeren. Obgleich diese Tiere nur 2,5–4 Monate aktiv sind, macht sich der durch sie angerichtete Schaden deutlich bemerkbar. Während dieser aktiven Frühjahrzeit legen die Schildkröten 10–15 Eier in den Sand ab. Zwar dauert die Embryonalentwicklung nur 3 Monate, doch erscheinen die jungen Schildkröten erst im nächsten Frühjahr an der Oberfläche und sind dann die Beute vieler Raubtiere und Raubvögel. Sobald die Krautvegetation abgetrocknet ist, verschwinden die Schildkröten im Sand für 8–10 Monate.

Die meisten anderen Reptilien sind Raubtiere, vor allem die Schlangen (*Thaphlometopon lineolatum*, die Sandschlangen *Eryx miliaris, E. tataricum* u. a.), durch die viele Nagetiere dezimiert werden. Die Schlangen benutzen die unterirdischen Gänge der Nagetiere für den Beutegang, aber auch für den Winterschlaf.

Dasselbe gilt auch für den Waran *(Varanus griseus)*, der 1 m lang wird und 2,5 kg wiegt. Er jagt junge Schildkröten und Eidechsen.

Die letzteren sind ebenfalls Räuber, wie die schnellen Arten der Gattung *Eremias* oder die rundköpfigen *Phrynocephalus*-Arten. Die Agamen sitzen im Sommer oft hoch auf den Zweigen der Sträucher, um bei Gefahr rasch herabzulaufen und in einem Nagetierbau zu verschwinden. Auffallend ist ihre Fähigkeit, die Körperfarbe zu ändern (Blaufärbung bei Gefangennahme).

Von den Vogelarten, die sich ständig in allen drei Biogeozönen des Gebietes aufhalten, werden folgende angeführt: *Corvus corax, Dendrocopos leucopterus, Aquila chrysatus, Buteo rufinus, Athene noctua;* von den Zugvögeln *Lanius escubitor, Sylvia curruca, Oenanthe isabellina, Circaetus gallicus*. In den *Haloxylon ammodendron*-Beständen hält sich nur eine Art ständig auf und zwar *Parus major,* während 5 Zugvogelarten nisten (*Hippolais languida, H. caligata, Rhodospiza obsoleta, Sylvia cantillans* und *Upupa epops*). Im Haloxyletum persici nistet *Caprimulgus aegyptius,* in dem Gebiet mit beweglichem Sand *Passer simplex;* in beiden *Haloxylon*-Beständen sind es *Scotocerca inquieta, Galerida cristata, Passer ammodendron, Streptopelia turtur, Cercotriches galactotes* und *C. europaeus*. Sowohl auf den beweglichen als auch den bewachsenen Sandflächen siedeln *Podoces panderi* und *Sylvia nana*.

Von den polyphagen und herpetophagen Vögeln kann man alle Arten in allen drei Biogeozönen finden. Viele entomophage Vögel fressen nach der Brutzeit und vor allem im Winter Früchte und Samen der Wüstenpflanzen. Das gilt insbesondere für Arten der beweglichen Sande. Die Raubvögel sind für die Eindämmung der Nager von großer Bedeutung.

Wirbellose des Schutzgebietes

Näher untersucht wurden nur diejenigen, die in Beziehung zu den Holzpflanzen stehen. Aber auch bei diesen müssen wir uns auf wenige Angaben beschränken.

Allein in den lichten Baumkronen von *Haloxylon ammodendron* findet man 16 Gruppen von Wirbellosen; 15 davon sind Phytophage (Trombiformes, Collembola, Orthoptera, Psocoptera, Auchenorrhyncha, Psylloidea, Aleuroidea, Aphidodea, Coccidea, Hemiptera, Thysanoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Cecidomyiidae), während eine Gruppe und zwar die Spinnen (Aranei) Räuber sind. Im Juli machen der Biomasse nach die Spinnen 35,8% von allen Wirbellosen in den Kronen aus. Sehr zahlreich sind die Insektengallen. *Mesopsocus hyemalis* (Psocoptera) ernährt sich von den Pilzen und Algen an den Baumstämmen und erreicht im Februar 9% der gesamten Biomasse der Wirbellosen auf der Baumart. Die Zahl der Cycaden steigt im Oktober auf 130–150 Tausend pro Hektar. Sehr gemein sind die Schmetterlingsraupen, auf die oft 50–80% der Biomasse der Wirbellosen entfallen.

Gefährlich für den Menschen sind die Mücken als Überträger von krankheitserregenden Parasiten, z. B. der *Leishmania* von Nagetieren. Ein Übernachten in der Nähe von durch Nager bewohnten Flächen ist deshalb nicht ratsam. Dagegen besteht eine Malariagefahr nur in den Oasen. Giftig sind die Skorpione, Taranteln u. a.; Zecken sind häufig Virusüberträger.

Sehr reich ist auch die Bodenfauna an Wirbellosen, 20 Gruppen sind nachgewiesen, davon sind 16 phytophag oder detritophag, während die anderen Räuber sind. Unter den letzteren sind die Skorpione, sowie die Pseudoskorpione häufig, ebenso die zahlreichen Spinnenarten. Dazu kommen die Trombiformes, die Thysanoptera, die Larven und Imagines der Käfer und die Larven der Diptera.

Für die Bodenfauna ist die Streu als Nahrungsquelle von großer Bedeutung. Deshalb ist die Tierwelt unter den Kronen der Bäume eine andere als im Boden zwischen den Kronen, wo *Carex physodes* wächst und praktisch keine Streu gebildet wird. Viele Wirbellose sind ausschließlich an die Streu von *Haloxylon* gebunden, insbesondere die Larvenstadien vieler Käferarten, die sich vom Detritus ernähren. Ihre Zahl ist oft sehr hoch, sie erreicht 40 000 pro Hektar; allein die Engerlinge machen mit 3–6 $kg \cdot ha^{-1}$ etwa 30–40% der Biomasse von den Wirbellosen des Edaphons aus. Man findet sie am häufigsten in 50–100 cm Tiefe. Viele Larven ernähren sich von den feinen Wurzeln der Bäume. Von den Ameisen, die den größten Teil der Lebenszeit im Boden verbringen, werden die hellen Ameisen der Gattung *Camponotus* genannt, zusammen mit den Boden-Cycaden der Gattung *Pentasteridius*. Dagegen sind Termiten in den *Haloxylon*-Waldbeständen seltener.

Die großen Termiten *(Hodotermes angerianus)*, deren Bauten 50–70 (100) cm Höhe erreichen, sind mehr auf die Vorberge des Kopet Dag beschränkt. Aber auch auf Takyren kommen

Termiten vor, meist unweit von Vertiefungen mit dichter Sumpfvegetation. Ameisen besiedeln ebenfalls Takyrflächen. Sie sind z. T. Samenfresser, aber auch Raubinsekten. Im allgemeinen ist die Tierwelt der Takyre schon wegen der geringen Pflanzenproduktion relativ arm.

Angaben über die Zoomasse der verschiedenen Tiergruppen findet man auf p. 273.

5.5 Die Destruenten

Bei Nechayeva (1984) findet man Angaben über die Bodenflora vor allem Angaben von Novichkova-Ivanova über die Bodenalgen, die natürlich nicht zu den Destruenten, sondern zu den Mikroproduzenten gehören. Es sind zu 50% Cyanophyta, von denen *Nostoc punctiforme, N. paludosum* und *Cylindrospermum muscicola* Luftstickstoff assimilieren, und zwar pro 100 ml Boden 7,7 mg N in 45 Tagen. Die Algenmasse (TG) ist in den Ephemeroiden-Beständen *(Carex physodes, C. pachystylis, Poa bulbosa)* etwa 15 g · m^{-2}, in dem *Haloxylon ammodendron*-Bestand 4,5–22,0 g · m^{-2}. Die Algen erschweren die Bodenerosion. Sie fördern die Entwicklung der Destruenten, sowohl der Bakterien und Pilze als auch der Wirbellosen.

An parasitären oder saprophytischen Pilzen wurden 25 *Peronospora*- und 2 *Albugo*-Arten, fast 100 Ascomycetes, 72 Ustilaginales und Uredinales und über 100 Basidiomycetes auf Streu und Humus festgestellt, dazu viele Fungi imperfecti. Genaueres ist den Tabellen der Originalarbeit zu entnehmen (vgl. auch Nechayeva et al. 1978).

Über den Abbau und die Mineralisierung der organischen Reste von Pflanzen und Tieren in der Sandwüste ist wenig bekannt.

Der Abbau wird durch die Kleintierwelt eingeleitet, durch Saprophagen, die Pflanzenreste zerkleinern und z. T. fressen, ebenso durch Kopro- und Nekrophagen, die dasselbe mit den Exkrementen und Leichen der Tiere tun. Gleichzeitig setzt die mineralisierende Tätigkeit der Pilze und Bakterien ein. Bei den hohen Temperaturen im Sommer kommt es kaum zur Bildung von Humusstoffen. Da die Streu der Halophyten, vor allem bei den Chenopodiaceen, immer viele lösliche Salze enthält (Aschengehalt 22–32%), reichern sich diese im Boden an und können eine Verbrackung zur Folge haben. Bei den echten Halophyten sind es vor allem NaCl und Na_2SO_4, bei den Alkali-Halophyten, zu denen *Haloxylon ammodendron* (Aschengehalt 22,5%) gehört, überwiegen die Na-Ionen diejenigen von Chlor- und Sulfationen zusammengenommen um ein Vielfaches. Sie werden im Zellsaft durch Ionen der organischen Säuren kompensiert (häufig Oxalsäure). Da die organischen Säuren bei der Mineralisierung im Endresultat zu CO_2 oxidiert werden, wird das Natrium sich im Boden als Na_2CO_3 anreichern, d. h. der Boden wird stark alkalisch. Es kann zur Solonetzbildung kommen.

Rodin (1961) hat viele Aschenanalysen ausgeführt (vgl. Walter 1968, S. 784–787).

Im Bereich des Schutzgebietes Repetek wurden an Pilzen 13 Arten aus der Rhizosphäre und 14 Arten aus dem benachbarten Boden isoliert, wobei die Hälfte auf *Penicillium*-Arten entfiel.

Die Zahl der Bodenbakterien ist sehr groß (3–8 Millionen pro g Boden TG). Unter den Bakterien sind besonders häufig *Pseudomonas* und *Bacillus mesentericus,* aber auch *Azotobacter* und *Clostridium* kommen vor, ebenso Actinomyceten u. a.

5.6 Ökosystemforschung

Das komplizierteste Biogeozön der Sandwüste bei Repetek ist die *Haloxylon ammodendron – Carex physodes* – Gesellschaft, bei der die Wurzeln von *Haloxylon* das Grundwasser erreichen. Der Kronenschluß eines solchen Bestandes ist bis zu 30% und die Bodendeckung 90%, durch *Carex physodes* zwischen den Bäumen. Unter den Kronen kann *Carex physodes* nicht wachsen, weil die Streu des Alkali-Halophyten *Haloxylon* nach der Mineralisierung stark alkalisch reagiert. In den *Haloxylon persicum*-Beständen wächst *Carex physodes* dagegen überall gut, weil die Kronen dieser Art nur eine sehr kleine Fläche bedecken und die wenig Na^+ enthaltende Streu kaum Soda bildet.

Die Phytomassenwerte des *Haloxylon ammodendron – Carex physodes* – Biogeozöns enthält die Tabelle 5.10 und die Streuproduktion die Tabelle 5.11.

Von der oberirdischen Streumenge lieferte *Haloxylon* 76%, die anderen Sträucher 20%, *Carex physodes* 1% und ebensoviel das Moos *Tortula desertorum*. Die Streu von *Haloxylon* liegt überwiegend unter der Krone, was eine Mosaikstruktur der Krautschicht zur Folge hat.

Die Netto-Produktion beträgt 7,47 t · ha^{-1} · a^{-1}. Sie entspricht der jährlichen Streumenge

Tab. 5.10: Phytomasse des *Haloxylon ammodendron* – *Carex physodes* – Biogeozöns (in t · ha^{-1}) nach MIROSHNICHENKO 1973.

Pflanzenteile	*Haloxylon ammodendron*	*H. persicum*	*Ephedra strobilacea*	*Calligonum setosum*	*C. caput-mudusae*	andere Sträucher	*Carex physodes*	Ephemere und Kräuter	Gesamte Phytomasse	%-Anteil
Grüne Sproße	0,72	0,05	0,24	0,007	0,012	0,01	0,2	0,04	1,279	4,12
vegetativ	0,63	0,025			0,01	0,01	0,02	0,04		
wachsend	0,06	0,018	0,24	0,007	0,002					
blühend	0,03	0,07								
Ausdauernde Teile	5,14	0,012	0,51	0,10	0,133	0,03	0	0	6,033	19,44
zweijährige Zweige	0,34	0,02	0,1	0,06	0,01		0	0		
Zweige > 1 cm Durchmesser	0,51	0,03			0,025	0,03	0	0		
Zweige < 1 cm Durchmesser	1,38	0,03	0,2	0,03	0,021		0	0		
Stämme	2,91	0,04	0,21	0,01	0,077		0	0		
Lebende oberirdische Phytomasse	5,86	0,17	0,75	0,107	0,145	0,04	0,2	0,04	7,312	23,56
Wurzeln und Rhizome	9,53	0,27	0,84	0,24	0,22	0,05	8,23	0,044	19,424	62,57
sehr feine (< 0,5 mm) (Wurzeln)	1,17	–	0,05	0,004	0,01		1,54			
feine (0,5–4 mm) (Wurzeln)	0,5	–	0,05	0,006	0,02	0,05	5,29	0,044		
mittlere (4–20 mm) (Wurzeln)	1,28	–	0,14	0,04	0,02		0			
große (> 20 mm) (Wurzeln)	6,58	–	0,60	0,19	0,17					
Rhizome	0	0	–	0	0	0	1,4	0		
Gesamte lebende Phytomasse	15,39	0,44	1,59	0,347	0,356	0,09	8,43	0,084	26,736	86,13
Tote Zweige	0,57	0,01	0,04	0,04	0,16	0,01	0	0	0,83	2,67
Gesamte Phytomasse (lebende + tote)	6,43	0,18	0,79	0,147	0,305	0,05	0,2	0,04	8,142	26,23
Jährlicher, oberird. Bestandesabfall	0,72	0,037	0,02	0,005	0,014	0,01	0,2	0,04	1,046	3,37
Ausdauernde Zweige	0,05	0,002	0,01	0,001	0,002	0,01	0	0		
Diesjährige Sproße	0,67	0,035	0,01	0,004	0,012		0,02	0,04		
Streu	1,42	0,04	0,28	0,03	0,06	–	0,01	0	1,830	5,89
kleine (1 mm) (Zweige)	0,38	0,01	0	0	0,02	–	0,01	0		
mittlere (1–3 mm) (Zweige)	0,04	0,01	0	0,01	0,005	–	0	0		
große (> 3 mm) (Zweige)	0,36	0,01	0,25	0,01	0,025	0	0	0		
Äste	0,27	0,01	0,03	0,01	0,009	0	0	0		
Totholz	0,59	–	0,01	0	0	0	0	0	0,600	1,94

Tab. 5.11: Jährlicher Streufall in t · ha^{-1} in dem *Haloxylon ammodendron* – *Carex physodes* – Biogeozön in Repetek von 1969–1972 (nach Rodin 1977)

Pflanzenteile	*Haloxylon ammodendron*	Sträucher	*Carex physodes*	Ephemere	*Tortula desertorum*	Algen	insgesamt t ha^{-1}	%
Diesjährige Zweige und Blätter	0,67	0,176	0,20	0,040	0,09	0,03	1,206	16
Zweige	0,21	0,090	–	–	–	–	0,300	5
Stämme	0,24	0,100	–	–	–	–	0,340	5
unterirdische Organe	2,10	0,420	2,90	0,044	0,10	–	5,564	74
insges. (t ha^{-1})	3,22	0,786	3,10	0,084	0,19	0,03	7,410	
insges. (%)	43	11	42	1	3	1	100	

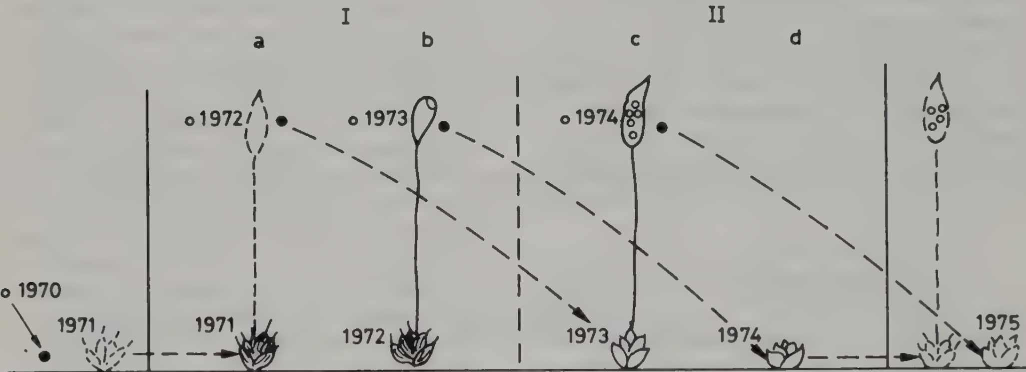


Abb. 5.6.1: *Tortula desertorum*-Synusie mit Pflanzen verschiedenen Alters (a–d) im Frühjahr 1974. O vor der Jahreszahl bedeutet im Herbst dieses Jahres. I langsam wachsende Pflanzen, II rascher wachsende. 1975 gestrichelt bedeutet: teilweise schon tot oder noch nicht ausgebildet (nach Novichkova-Ivanova 1976, aus Walter und Box 1983).

von 7,41 t · ha^{-1} · a^{-1} (Assimilationsorgane 1,27 t = 17%, Holzteile 0,64 t = 8% und abgestorbene Wurzeln 5,56 t = 75%. Auf *Haloxylon* entfielen 64%, auf *Carex physodes* 12%.)

Auch die Moos-Synusie von *Tortula desertorum* spielt eine Rolle: Der Gametophyt wächst mindestens 3 Jahre. Der Entwicklungszyklus ist in Abb. 5.6.1 gezeigt. Neben der Vermehrung durch Sporen kommt eine vegetative durch Brutknospen an den Rhizomen vor. Die Produktion der Moose wird auf 0,2 t · ha^{-1} · a^{-1} geschätzt, die Phytomasse der stets vorhandenen Algen (meist Cyanophyta) auf 0,03 t · ha^{-1}. Letztere wird im Jahr vielmals umgesetzt, so daß die Produktion erheblich sein kann (mit den Moosen etwa 3% der gesamten Produktion). Natürlich spielt die Witterung der einzelnen Jahre eine große Rolle.

Die Aschen-Analysen von Arten verschiedener ökologischer Gruppen sind auf Abb. 5.6.2 und Abb. 5.6.3 graphisch dargestellt. Jährlich fallen 0,5 kg · m^{-2} an Streu auf den Boden und damit etwa 70 g · m^{-2} an Aschen-Elementen. Daraus bilden sich im Laufe der Mineralisierung pro m^2:

Na_2CO_3	42 g	$MgCO_3$	26 g
K_2CO_3	32 g	NaCl, KCl	4 g
$CaCO_3$	27 g	$CaSO_4$	4,4 g

Unter *Haloxylon persicum* erfolgt eine geringere Verbrackung. Es werden pro m^2 gebildet:

Na_2CO_3	8 g	$MgCO_3$	18 g
K_2CO_3	18 g	NaCl, KCl	1,7 g
$CaCO_3$	40 g	$CaSO_4$	3,9 g

Es findet hier eher eine $CaCO_3$-Anreicherung statt, während die Menge der Alkali-Carbonate

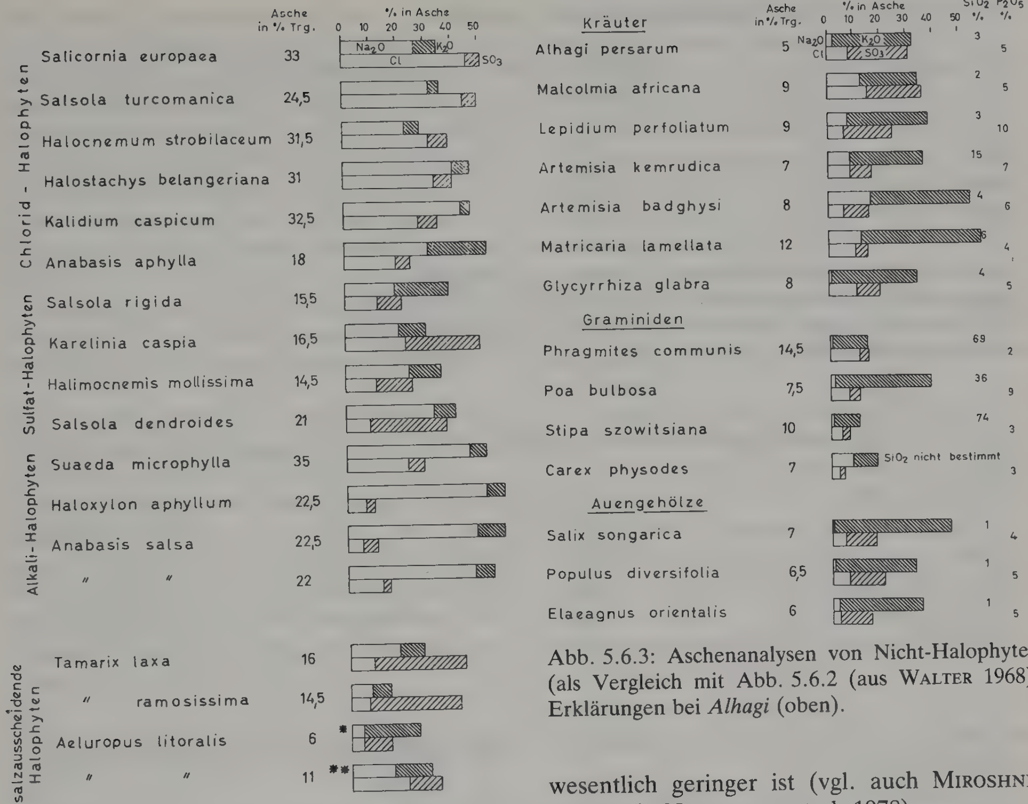


Abb. 5.6.3: Aschenanalysen von Nicht-Halophyten (als Vergleich mit Abb. 5.6.2 (aus WALTER 1968). Erklärungen bei *Alhagi* (oben).

Abb. 5.6.2: Aschengehaltsanalysen (aus WALTER 1968). Erklärung bei *Salicornia* (oben). * Berechnet auf SiO_2-freie Asche (in Asche 65% SiO_2), ** desgl., aber in Asche 36% SiO_2.

wesentlich geringer ist (vgl. auch MIROSHNICHENKO in NECHAYEVA et al. 1978).

Für die Konsumenten werden folgende Individuenzahlen pro ha und Zoomasse in kg · ha^{-1} angegeben, vergleiche Tabelle 5.12.

Die Tabelle 5.13 zeigt die jahreszeitliche Ver-

Tab. 5.12: Zahl der Individuen pro ha und Zoomasse in kg · ha^{-1} bei Wirbeltieren im Repetek-Schutzgebiet (III: *Haloxylon ammodendron – Carex physodes* – Biogeozön von KUZNETZOV; aus RODIN 1977)

Biogeozönose	Säuger		Vögel		Schildkröten		Andere Reptilien	
	Anzahl	Masse	Anzahl	Masse	Anzahl	Masse	Anzahl	Masse
I (beweglicher Sand)	4,3	0,3	0,8	0,02	–	–	41,0	0,21
II (fester Sand)	7,0	0,7	1,4	0,05	0,4	0,3	19,0	0,10
III	16,4	1,4	2,6	0,06	0,6	0,5	24,8	0,8

Tab. 5.13: Jahreszeitliche Schwankungen der Zoomasse im *Haloxylon ammodendron*-Bestand und im Boden (aus RODIN 1977)

	Februar	April–Mai	Juli	Oktober
Wirbellose der Baumkronen	2,8	10,1	1,2	1,9
Wirbellose unter Baumkronen	7,0	15,0	?	8,5
Wirbellose zwischen Baumkronen	?	1,5	?	?

Tab. 5.14: Produktion der Takyr-Vegetation (nach RODIN 1954)

Zone	Phytomasse ($t\ ha^{-1}$)	Primär-Produktion ($t\ ha^{-1}\ a^{-1}$)	Stickstoff ($kg\ ha^{-1}$)	Asche ($kg\ ha^{-1}$)
I	0,1	0,1	1,5	6–7
II	0,3	0,3	9–10	20–22
IIIa	1,2–1,6	1,2–1,6	20–30	90–140
IIIb	12	10	90	475

I tiefste Fläche mit Tonablagerungen, Salzböden; nur Bodenalgen.
II etwas höhere Flächen; mit Bodenalgen oder -flechten, wenig Ephemere.
IIIa Übergangszone mit einzelnen Stellen ephemerer Vegetation.
IIIb *Artemisia*-Halbwüste mit reicher Ephemeren-Vegetation auf Syerozem.

Tab. 5.15: Produktivität sukkulenter Halophyten auf Solonchak mit 10% Deckungsgrad (nach BAZILEVICH et al. 1972)

Art	Phytomasse ($t\ ha^{-1}$)	Wurzeln ($t\ ha^{-1}$)	Primär-Produktion ($t\ ha^{-1}\ a^{-1}$)
Halocnemum strobilaceum	1,76	1,04	0,5–0,7
Kalidium caspicum	1,38	1,04	0,5–0,7

änderung der Zoomasse in den Kronen von *Haloxylon ammodendron*.

Die Tabellen 5.14 und 5.15 beziehen sich auf die Vegetation der Takyre und die Solonchak-Böden. Weitere Angaben siehe bei WALTER and BOX (1983).

5.7 Gliederung Mittelasiens in Biome

Folgende Biome kann man unterscheiden:

1. Ustyurt Plateau mit früherer Mangyshlak-Halbinsel
2. Kaspische Küstenniederung
3. Sumbar-Atrek-Tal mit Delta
4. Trans-Unguz-Karakum
5. Zentral-Karakum
6. Südliche Karakum mit Tedzhen und Murgab-Delta sowie Kopet Dag Nordhang
7. SE-Karakum mit Karibil-Badkhys-Höhen und Obruchev-Steppe, die heute ein Stausee ist.
8. Kyzylkum östlich von der Amudarya
9. Amudarya – Deltagebiet mit Sarykamysh-Depression und Uzboy-Tal.
10. Die Orobiome der großen Gebirgssysteme

5.8 Orobiome VII (rIII) Mittelasiens

5.8.1 Kopet Dag-Gebirge

Das Turanische Becken wird im Süden von dem Kopet Dag-Gebirge begrenzt. Dieses wird durch Schichten der Kreideformation aufgebaut und besteht aus 3 Längsrücken: Der nördliche erhebt sich bis 1000 m NN, der mittlere bis 2000 m NN und der südliche, die Grenze zum Iran, bis 3000 m NN. Da die Rücken parallel zu den westlichen, den Regen bringenden Winden verlaufen, nimmt die Regenmenge mit der Höhe kaum zu (in 1500 m NN wenig über 200 mm), aber durch die abnehmende Temperatur und damit auch Evaporation ist das Klima der höheren Lagen doch etwas feuchter.

Die Höhenstufenfolge ist im Westen:

Bis 400 m NN-Ephemerenwüste *(Carex pachystilis – Poa bulbosa)*, bei 400–600 m NN – *Artemisia ciniformis*-Halbwüste, über 600 m NN – kommen neben Compositen *(Cousinia, Centaurea)* an kleinen Bächen Dickichte vor aus *Rubus turcomanicus, Ulmus campestris, Malus pumila, Prunus cerasifera, Crataegus, Rosa spp., Vitis vinifera, Ficus carica* vor; in größeren Schluchten wachsen *Pistacia vera* und *Juglans regia*. Aber alle Hänge sind stark überweidet.

Der östliche Teil ist noch trockener: bis 800–1200 m NN – Ephemerenwüste sowie *Agropyron* und *Artemisia* spp.; in Schluchten *Celtis caucasica, Acer turcomanica* u. a. In höheren Lagen tritt *Berberis turcomanica* auf und in noch höheren Lagen *Lonicera bracteolaris*. In 1600–1800 m NN beginnen die Gebirgssteppen mit *Festuca sulcata, Stipa* spp. und *Agropyron trichophorum;* über 1800 m NN – wachsen *Juniperus*-Spaliere, nur in geschützten Schluchten 6–12 m hoch werdend, sonst Igelpolster-Arten (*Astragalus, Onobrychis, Acantholimon*), die bei starker Beweidung überhandnehmen.

5.8.2 Hochgebirge des Tyen Shan und des Pamiro-Alai-Systems

Sehr viel komplizierter sind die Gebirgssysteme im Osten, die bereits zu den mächtigsten Hochgebirgen Zentralasiens gehören. Abb. 5.8.1 zeigt den Verlauf der Kammlinien und die großen Beckenlandschaften. Die Gebirgsrücken nördlich und östlich vom Fergana-Becken gehören zum Tyen-Shan-System, südlich davon zum Pamiro-Alai-System (Abb. 7.2.1).

Die Gipfelhöhen im Norden mit über 4000 m NN nehmen nach Osten und Süden bis über 7000 m NN zu. Alle Hanglagen in Westexposition erhalten starke Steigungsregen und besitzen eine humide Höhenstufenfolge mit bewaldeten Höhenstufen, aber gleich daneben bei anderer Exposition sind aride, waldlose Stufenfolgen, weil die Niederschläge in den höheren Lagen viel weniger zunehmen. Auf diese Weise ergibt sich ein sehr kompliziertes Mosaik der Gebirgsvegetation, das sehr eingehend untersucht wurde. Zusammenfassende Darstellungen findet man bei KOROVIN (1961/62) und STANYUKOVICH (1973 a, b) u. a.

VYKHODTZEV (1956) hatte die Höhenstufenfolgen von 18 Gebirgsrücken zusammengestellt und betont, daß es in Mittelasien keine zwei Gebirgsrücken mit gleichen Höhenstufenfolgen gibt. Besonders interessant sind die Höhenstufenfolgen mit Wildobstwäldern. Diese Gebirge sind das Ursprungsgebiet fast aller mitteleuropäischen Obstsorten und der Weinrebe. Wir begnügen uns damit die Haupttypen der Höhenstufenfolgen kurz zu schildern:



Abb. 5.8.1: Kartenskizze der mittelasiatischen Gebirgskammlinien mit Höhenangaben. Beckenlandschaften (punktiert): I Fergana-Becken, II Naryn-Becken, III Issyk-Kul-Becken, IV Ili-Becken. Nördlich von diesen Becken ist das Tyen-Shan-System, südlich davon das Pamiro-Alai-System (vgl. Abb. 7.2.1).

a) Aride Höhenstufenfolge des Talass-Alatau

Das Gebirge gehört zum westlichsten Tyen-Shan, erreicht eine Höhe von über 4000 m NN; die nach Südwesten gerichteten Seitenketten laufen gegen Tashkent in die Wüste aus.

Dieses Gebirge ist in besonderem Maße den trockenen Wüstenwinden ausgesetzt. Die orographische Schneegrenze liegt bei 3450–4000 m NN, aber selbst in 2000–3000 m NN bleiben Schneeflächen bis Juni erhalten, an Nordhängen und im Schatten von Felsen noch länger. In inneren Gebirgstälern werden im Winter Minima von – 44 bis – 47 °C gemessen. Die Expositionsunterschiede sind bei diesen Gebirgen auf dem 42 °–43 ° Breitengrad extrem stark.

Die Höhenstufenfolgen (KULTIASOV 1955) sind von unten nach oben kurz folgende:

1. Ephemere oder Halbwüste (Anhang Abb. 7).
2. Krautreiche Steppen mit einzelnen Sträuchern
3. *Juniperus semiglobosa*-Baumfluren, d. h. einzelstehende Stämme
4. Subalpine Steppen mit Riesenumbelliferen *(Prangos, Ferula)*
5. Alpine Steppen mit nach oben zunehmender Zahl von alpinen Arten, bis schließlich letztere allein übrigbleiben.

PAVLOV (1980), der viele Jahre den westlichen Tyen-Shan sehr eingehend erforschte, betonte das Fehlen einer Waldstufe, was mit dem ariden Klima zusammenhängt. Auch die *Juniperus*-Baumfluren sind keine solchen. Alle Holzarten kommen nur als kleine oder offene Bestände in lokalen humiden Nischen vor. Entlang der Flüsse treten *Populus tadshikistanica, P. talassica* und 4 *Salix*-Arten, aber auch *Betula pendula* und 4 andere *Betula* spp. auf mit einer entsprechenden Krautschicht. An humiden Hängen oder in Schluchten findet man kleine Bestände mit Laubarten *(Acer, Ulmus)*, von denen die Walnuß *(Juglans regia)* besonders erwähnenswert ist; doch nehmen diese Bestände kaum 0,5% der entsprechenden Höhenstufenfläche ein. Etwas weniger anspruchsvoll sind die Wildobstarten, wie der Apfel *(Malus siviersii)*, die Pflaume *(Prunus sogdiana)* oder *Crataegus*-Arten. Noch anspruchsloser sind die *Juniperus*-Arten, die in Höhenlagen von 1600–2400 m NN auftreten. Sie bilden meist ganz lockere Baumfluren und nur auf schattigen Nordhängen dichtere Bestände, in 3100 m NN nur noch niederliegende Polster. Noch geringer ist die Bedeutung von *Abies semenovii* und *Picea schrenkiana,* die beide nur an steilen Nordhängen wachsen bis zu Höhenlagen von 2800 m NN. Die einzelnen Vegetationstypen wurden näher beschrieben.

PAVLOV unterscheidet bis zu 10 Höhenstufen, betont jedoch, daß sie bei einzelnen Gebirgszügen oder bei verschiedenen Expositionen sich so stark unterscheiden, daß jede genaue Gliederung nicht der Wirklichkeit entspricht. Das Auffallendste ist, daß durch das Fehlen einer Waldstufe die Gebirgssteppen ganz allmählich in die alpinen Matten übergehen, was zunächst für einen Mitteleuropäer widersinnig erscheint. Um das zu verstehen, muß man berücksichtigen, daß die Steppenarten zu ihrer Entwicklung nur 4 warme Monate hintereinander mit günstiger Wasserversorgung brauchen; die übrigen 8 Monate können entweder im Winter kalt oder im Sommer trocken sein.

Die Klimaverhältnisse der einzelnen Höhenstufen arider Gebirge zeigt schematisch Abb. 5.8.2 (WALTER 1975 b). In der untersten Stufe 1 ist die günstige Vegetationszeit durch die Sommerdürre unterbrochen. Neben den ephemeren Arten kommen nur noch ausdauernde xerophile Sträucher vor, die eine Dürrezeit überdauern und die günstigen Verhältnisse im Herbst ausnutzen, was die Steppenpflanzen nicht vermögen. Die Stufen 2 und 3 sind für montane bzw. subalpine Steppen günstig, sofern ihnen nicht durch Holzpflanzen (Baumfluren, Sträucher) Konkurrenten entstehen. Auch in der Stufe 4 reicht die Vegetationszeit noch für Steppenpflanzen aus, aber die Sommer sind schon so kühl, daß sich als Konkurrenten alpine Elemente beimischen; ihre Zahl nimmt mit der Höhe zu und in der Stufe 5 mit einer Vegetationszeit von nur 3 günstigen Monaten gewinnen sie die Oberhand.

Die ökologischen Verhältnisse in 3000 m NN sollen an einem Beispiel erläutert werden:

Hochgebirgssteppe an einem 30 ° geneigten Nordwesthang

Bodenprofil (nur untere Grenze der Horizonte wird angegeben)

A_0	2–3 cm	Steppenfilz
A_1	10–12 cm	dunkelgrau-bräunlich, locker krümelig, lehmig, stark durchwurzelt
B_1	35–40 cm	grau-bräunlich, dicht
B_2	80–100 cm	bräunlich-grau, weißliche Kalkausblühungen, stark aufbrausend, in 35–45 cm Tiefe stark verdichtet und plattig.

Der Wassergehalt des Bodens sinkt im Sommer von 20% auf 10% im August ab. Befeuchtet

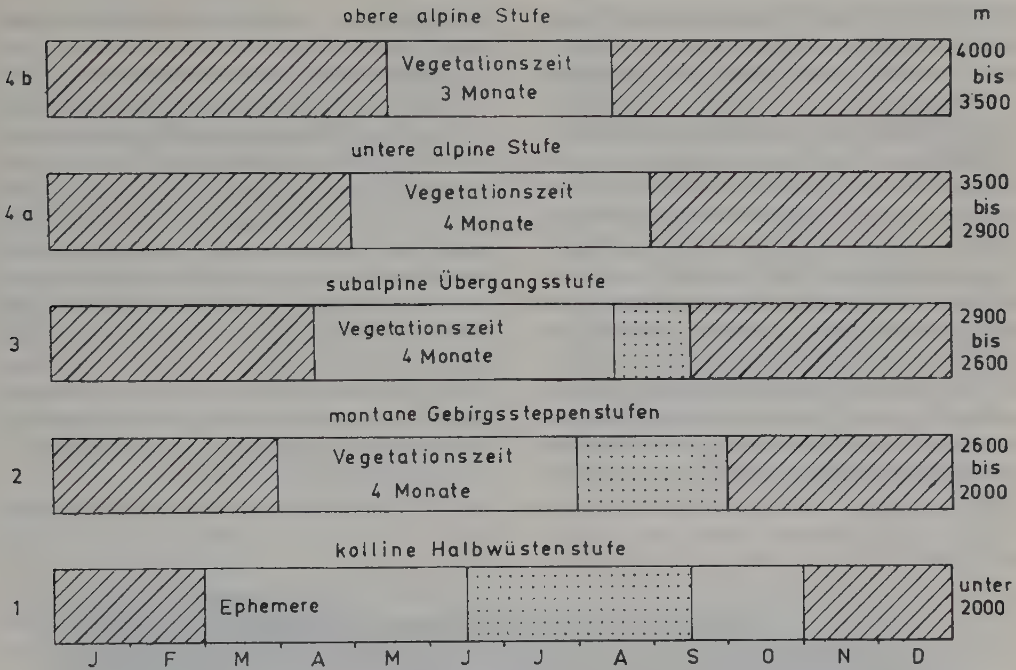


Abb. 5.8.2: Schematische Darstellung der Höhenstufen im Zentralen Tyen Shan und der mit zunehmender Höhe abnehmenden Vegetationszeit. Weiß = Vegetationszeit, punktiert = für die Steppenpflanzen zu dürre Jahreszeit, schraffiert = winterkalte Ruhezeit (vgl. Erläuterungen im Text).

wird der Boden hauptsächlich im Frühjahr bei der Schneeschmelze.

Vegetation: die Hauptrolle spielen Steppenpflanzen: 20–25 cm hohe Horstgräser wie *Festuca sulcata, Helictotrichon desertorum, Koeleria gracilis* und *Bromus turkestanicus*; dazu kommen 10–20 cm hohe Kräuter wie *Potentilla hololeuca, Artemisia aschurbajevii, Geranium saxatile, Veronica campylopoda* u. a. Die Artenzahl auf 100 m² beträgt 20. Auf feinkörnigen Böden an feuchten Stellen bildet die alpine *Kobresia* dichte Rasen mit 85% Deckung.

Folgende Bestandesaufnahme zeigt die Zusammensetzung eines alpinen Steppenrasens in 2950 m NN an einem SW-Hang mit 20% Neigung:

Obere Krautschicht (20–40 cm hoch): 3 *Festuca sulcata,* 3 *Helictotrichon desertorum,* 1 *Hordeum brevisubulatum,* 1 *Poa attenuata.*

Mittlere Krautschicht (10–20 cm hoch): + *Potentilla hololeuca,* 1 *Artemisia aschurbajevii,* 1 *Rhodiola heterodonta,* r *Myosotis suaveolens,* r *Potentilla tephroleuca.*

Untere Krautschicht (bis 10 cm hoch): 3 *Kobresia schoenoides,* + *Veronica campylopoda,* 1 *Tulipa dasystemon,* r *Oxytropis immersa,* r *Aconitum rotundifolium,* r *Pachypleurum alpinum.*

Die bunte Zusammensetzung der Hochgebirgssteppen aus typischen Steppenelementen und richtigen alpinen Arten sowie Gebirgsxerophyten ist sehr bezeichnend.

Die subalpinen Wiesen mit alpinen Elementen findet man auf gut befeuchteten Flächen meist unterhalb von Schneeflächen und Schneetälchen.

Die Schneetälchen zeichnen sich durch ausgelaugte saure (pH = 3,5), ständig feuchte Böden aus, die 10–12% Humus und insgesamt 25–30% an organischer Masse enthalten. Die Wurzeln gehen 25–30 cm (einige 1 m) in die Tiefe, doch trocknen die oberen 20 cm des Bodens stark aus, so daß die Verhältnisse von denen der Schneetälchen in den Alpen verschieden sind, wo die Pflanzen nur wenige cm tief in dem dauernd feuchten Boden wurzeln.

b) Höhenstufenfolgen mit einer Nadelwaldstufe

Wir finden diese im Nördlichen Tyen Shan, z. B. im Transili- und Kungey-Gebirge nördlich

vom See Issyk Kul. Bei allen Gebirgen der ariden Zone in der Breitenlage um 40°–44°N macht sich die Süd- und Nordexposition so stark bemerkbar, daß die Höhenstufen keine Gürtel um den Berg bilden, sondern am Südhang völlig von denen am Nordhang verschieden sind. Die Nadelwälder findet man nur in Nordexposition oder in feuchten Schluchten über den Gebirgssteppen und einer Espenwald-Stufe mit Grasunterwuchs, die in 1100–1200 m NN eine 300–600 m breite Übergangszone vom ariden Klima zum humiden bilden. In dieser Waldsteppenübergangszone findet man die Gebirgssteppe auf Hängen mit tiefgründigem Boden, während die Felsrücken mit Bäumen (Fichten) bestanden sind (Abb. 5.8.3). Darüber beginnt an Nordhängen die Fichtenwaldstufe mit *Picea schrenkiana*, die an der oberen Grenze in 2900–3100 m NN windgescherte, niederliegende Krüppelformen bildet (Abb. 5.8.4).

Gut entwickelte Bäume erreichen eine Höhe von 50 m und einen Stammdurchmesser von 120 cm, meist sind jedoch 100–150 Jahre alte Bäume 20–30 m hoch (Abb. 5.8.5).

Mit der Fichte kommt die Tanne *(Abies semenovii)* vor. Ihre ökologischen Ansprüche ähneln denen der Fichte, nur geht sie nicht so hoch hinauf. Sie ist eine südliche geographische Rasse der *Abies sibirica*, deren Areal nur bis zum Dzhungai Alatau (auf Abb. 5.8.1 in der äußersten Ecke im NE) reicht.

An den Trockengrenzen der Nadelwaldbestände fehlt der Unterwuchs (Piceetum nudum), was zeigt, daß die Baumschicht das Bodenwasser vollständig für sich ausnutzt.

Den *Picea schrenkiana*-Beständen sind beige-



Abb. 5.8.3: Waldsteppen-Höhenstufe am Südhang in der Übergangszone vom ariden zum humiden Gebirgsstufenklima: Gebirgssteppe auf Hängen mit tiefgründigen Böden, auf Felsrücken dagegen Baumbestand aus Fichten. Transili-Alatau, südlich von Alma-Ata (Foto M. SUCCOW).

mischt: *Populus tremula, Populus laurifolia, Betula tschanschanica, Sorbus tschanschanica* und 38 Straucharten. Im Unterwuchs findet man Farne, Pyrolaceen, *Goodyera repens, Corallio-rhiza, Adoxa, Arctous alpina, Impatiens parviflora, Galium boreale, Geum urbanum, Poa nemoralis, Coeloglossum viride* und mittelasiatische Arten der Gattungen *Aquilegia, Astragalus, Aegopodium, Carum* u. a.

An lichten Stellen treten Hochstauden auf (*Doronicum, Aconitum, Trollius* u. a.). Auch die üblichen Moose der Nadelwälder fehlen nicht. Unterhalb der Nadelwaldstufe an Nordhängen und höher an Südhängen kommt der Wildapfel *Malus sieversii* vor.

Besonders bekannt sind die Bestände desselben im Transili-Alatau oberhalb von Alma-Ata (Alma, türkisch = Apfel, Ata = Vater). *Malus sieversii* steht unserem Kulturapfel sehr nahe. Die Bestände in diesem Gebiet bedecken 5000 ha. Wie stark sich die Expositionsunterschiede auswirken, geht aus der Kartenskizze auf Abb. 5.8.6 hervor. Die meisten Gehölze nehmen die Nordhänge unterhalb 1400 m NN ein, nur wenige die Südhänge darüber. Die Blütezeit ist im Mai (Abb. 5.8.7).

Zur Reifezeit der Früchte wandert die Bevölkerung der Stadt Alma-Ata in diese Wälder, sammelt Tausende von Zentnern an Früchten, trocknet Apfelschnitzel an der Sonne und kocht sie, ebenso wie die wilden Aprikosen, zu Marmelade ein.

Innerhalb der Nadelwaldbestände kommen Wiesen vor (lokal an dauernd feuchten Standorten in Becken oder an leicht geneigten Nordhängen auf humusreichen Gebirgsböden). Sie werden regelmäßig einmal im Sommer gemäht und erinnern an mitteleuropäische Frischwiesen mit den vorherrschenden Grasarten *Dactylis glomerata* oder *Brachypodium pinnatum*. An etwas trockeneren Stellen entsprechen sie den Krautreichen Wiesensteppen mit *Phlomis* und *Helictotrichon pubescens* (ARYSTANGALIYEV 1956). Wir bringen drei typische Bestandsprofile und ein viertes von den *Kobresia*-Hochgebirgswiesen mit einer Edelweißart (alle 4 Abbildungen aus dem Kungei-Alatau, der zwischen dem Transili-



Abb. 5.8.4: *Picea schrenkiana:* Obere Waldgrenze in 2000–2500 m NN auf Felsschutthängen des Transili-Alatau (Foto V. N. PAVLOV).

Gebirge und dem See Issyk-Kul verläuft; Abb. 5.8.8–5.8.11). Die subalpine Stufe mit dem Steppenelement *Phlomis* zeigt Abb. 5.8.12.

c) Höhenstufenfolgen mit Laubwaldstufen

In den Gebirgen, die eine Höhenstufe mit einem Laubwaldklima (nicht zu kalte Winter und humide Sommer) aufweisen, sind verschiedene Ahorn-Arten verbreitet: *Acer turkestanicum, A. pubescens, A. regelii, A. semenovii, A. turcomanicum.* Waldbildend sind die ersten zwei Arten, wobei *A. turkestanicum* (aff. *A. laetum*) besonders verbreitet ist. Der Ahorn kommt zusammen mit *Juglans* vor, geht jedoch bis in die subalpine Stufe hinauf. Meistens sind es lichte Bestände, in denen verschiedene Wildobstarten vereinzelt zu finden sind (Abb. 5.8.13). Aber im Pamiro-Alai-System Tadzhikistans sind sie weiter verbreitet. Als Beispiel wählen wir das Hissaro-Darvasgebirge, das zum gemäßigt feuchten Typus gehört.

Diese Gebirgsrücken bilden zusammen mit dem Gebirge Peter I an der Grenze zu Westpamir einen hohen nach Südwesten offenen Bogen (Abb. 7.2.1), in dem sich die westlichen Luftmassen fangen und zu Steigungsregen auf den windexponierten Hängen führen. Die Folge davon ist, daß die mittleren noch warmen Lagen etwa 1000 mm Regen erhalten und ein Klima herrscht, das Laubwald begünstigt.

Die Schneegrenze liegt bei 3700–4000 m NN und die vergletscherte Fläche dieser Gebirge beträgt mehrere Hunderte von km². Das Klima ist mediterran getönt, in tiefen Lagen liegt das Januarmittel über 0 °C, doch kommen scharfe Fröste gelegentlich vor.

Die Höhenstufen sind an den günstigen Hängen folgende:

700–1500 (1700) m: Stufe der ursprünglichen Ephemeren-Wüste mit viel *Agropyron (Elytrigia) trichophorum* und zerstreutem Gehölz aus *Amygdalus bucharica, Crataegus pontica, Cotoneaster racemiflora, Pistacia vera, Cercis griffithii,* dazu *Ziziphus jujuba* mit *Punica granatum.* Aber durch die Eingriffe des Menschen sind die Gehölze bis auf wenige Reste vernichtet. Die



Abb. 5.8.5: *Picea schrenkiana* in tieferen Lagen eines Talgrundes (Foto V. N. Pavlov).

Pflanzendecke besteht heute hauptsächlich aus *Agropyron* mit *Hordeum bulbosum* und *Poa bulbosa,* auf Brachflächen aus *Cynodon dactylon* und *Andropogon ischaemum.* Dazu kommen die verbreiteten Ephemeren *Vulpia myuros, Aegilops triuncialis, Bromus macrostachys* und *B. oxyodon.*

In Flußauen wachsen *Juglans regia, Platanus, Populus* mit Hochgräsern *(Erianthus, Phragmites).*

1500–2800 m: Laubwaldstufe mit vielen Baum- und Straucharten, in unteren Lagen mehr wärmeliebende Arten wie *Juglans regia, Acer turkestanicum* und *Vitis hissarica* in der

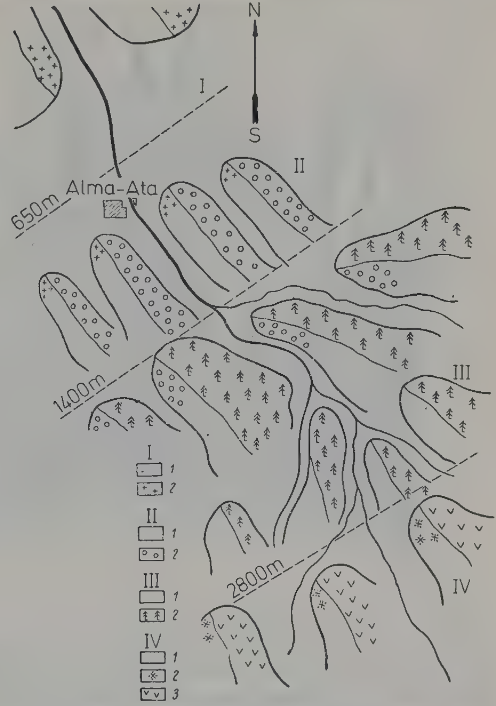


Abb. 5.8.6: Kartenskizze der Wildapfelverbreitung oberhalb von Alma-Ata (nach Popov 1940).
I Halbwüstenstufe (1 Ephemeren am SW-Hang, 2 mit *Artemisia*).
II Stufe der Wüstensteppen (1 mit *Agropyrum,* 2 mit Wildapfelgehölzen am NE-Hang).
III Steppen- und Waldstufe (1 Festuceto-Stipetum, 2 *Picea*-Wald am NE-Hang).
IV Hochgebirgsstufe (1 alpine Steppen und Wiesen, 2 *Juniperus*-Spaliere, 3 niedrige *Salix*-Arten).

Abb. 5.8.7: Blühender *Malus* am 11. Mai bei Alma-Ata (Vordergrund und Bergkuppe dahinter in 1000 m NN). Im Hintergrund hochmontane Fichtenwaldstufe vor schneebedecktem Hochgebirge (Foto M. Succow).



Abb. 5.8.8: *Brachypodium*-reiche Wiesensteppe im Kungei-Alatau (nach ARYSTANGALIYEV 1956): 1 *Brachypodium pinnatum*, 2 *Phleum phleoides*, 3 *Ranunculus polyanthemus*, 4 *Pedicularis dolichorrhiza*, 5 *Campanula glomerata*, 6 *Lathyrus pratensis*, 7 *Dactylis glomerata*, 8 *Helictotrichon (Avena) pubescens*, 9 *Thalictrum simplex*.



Abb. 5.8.9: *Dactylis*-Wiesensteppe im Kungei-Alatau (nach ARYSTANGALIYEV): 1 *Dactylis glomerata*, 2 *Brachypodium pinnatum*, 3 *Silene commutata*, 4 *Pedicularis dolichorrhiza*, 5 *Thalictrum simplex*, 6 *Stachyopsis lamiiflora*, 7 *Ranunculus polyanthemus*.



Abb. 5.8.10: *Phlomis*-Wiesensteppe des Kungei-Alatau (nach Arystangaliyev): 1 *Phlomis oreophila*, 2 *Trollius dschungaricus*, 3 *Helictotrichon pubescens*, 4 *Euphorbia alatavica*, 5 *Polygonum nitens*, 6 *Aegopodium alpestre*, 7 *Papaver croceum*, 8 *Brachypodium pinnatum*, 9 *Alchemilla sibirica*.



Abb. 5.8.11: *Kobresia*-Hochgebirgswiesen im Kungei-Alatau (nach Arystangaliyev): 1 *Kobresia capilliformis*, 2 *Allium atrosanguineum*, 3 *Myosotis suaveolens*, 4 *Euphorbia alatavica*, 5 *Erigeron aurantiacus*, 6 *Primula algida*, 7 *Potentilla nervosa*, 8 *Geranium saxatile*, 9 *Cerastium tianschanicum*, 10 *Papaver croceum*, 11 *Leontopodium campestre*, 12 *Alchemilla sibirica*.

oberen Schicht, in der unteren Baumschicht *Prunus divaricata*, *Crataegus turkestanica*, *Cerasus mahaleb*, *Malus siviersii*, *Celtis caucasica*, an Felsstandorten *Juniperus seravschanica*, darunter viele Straucharten und in der Krautschicht *Dactylis glomerata*, *Aegopodium tadzhicorum*, *Impatiens parviflora* u. a., an offenen Stellen *Inula grandis* und die Großumbellifere *Prangos pabularia*.

Auch diese Baumbestände haben stark gelitten, doch gibt es noch 15–20 m hohe *Juglans regia*-Wälder mit vielen Begleitarten.

Über 2300 m NN herrscht *Acer turkestanicum* (13–15 m hoch) vor, an Felsen *Juniperus semi-

globosa und *J. turkestanica*, an Wasserläufen *Betula* und *Populus*, an offenen Stellen viel *Rosa divina*. Daneben nehmen Wiesen mit *Polygonum coriarium, Ligusticum discolor* u. a. größere Flächen ein.

2800–3400 m: Stufe der subalpinen Wiesen, der Gebirgssteppen, der *Juniperus*-Spaliere und der Igelpolster auf steinigen Böden. In den höchsten Lagen nehmen die Niederschläge rasch ab. Die feuchten Wiesen bestehen aus *Alopecurus seravschanicus* mit *Poa pratensis, Festuca rubra* und vielen Kräutern (*Geranium saxatile, Ligularia thomsonii, Astragalus andaulgensis*, oft *Rumex ulsenianus*). In den Hochstauden herrscht *Polygonum coriarium* vor. Die Igelpolster *(Onobrychis echidna, Astragalus lasiosemius)* sind nicht weit verbreitet, sondern begleiten mehr die Steppen.

3400–3800 m: Stufe der eukryophilen Matten, oft mit *Polygonum hissaricum*, dazu *Kobresia*-Rasen mit *Carex*-Arten, an wärmeren Standorten noch *Festuca coelestis, F. sulcata* und *Poa litwinowiana*.

Koroleva (1958) bringt zahlreiche Bestandesaufnahmen und eine Vegetationskarte (1 km = 1,5 cm).

Auf die niedrigen Gebirge südlich des Breitengrades von Dushanbe brauchen wir nicht näher einzugehen. Sie sind trocken und ihre Vegetation erinnert an die vom Kopet Dag:

300–900 m: Stufe der Wüsten mit Zwergsträuchern und Ephemeren. 900–1700 m: Stufe stark degradiert mit *Poa bulbosa* und *Carex pachystylis*, vereinzelt *Amygdalus* und *Pistacia*. 1700–2300 m: Stufe mit *Juniperus*-Baumfluren, *Rosa kokanica* und Laubwaldfragmenten.



Abb. 5.8.12: Subalpine *Phlomis-oreophila*-Wiesen (2400 m NN) im Kirgisischen Gebirge (Foto V. N. Pavlov).

d) Die Wildobstbestände Mittelasiens

Das große Werk von ZAPRYGAYEVA (1964) über die Wildobstarten Tadzhikistans (695 Seiten mit 81 Tafeln und vielen Verbreitungskarten) behandelt folgende Arten: *Juglans regia, Pistacia vera, Amygdalus spinosissima, A. bucharica, A. vavilovii, Celtis caucasica, Ficus carica, Berberis heterobotrys, B. oblonga, B. multispinosa, B. integerrima, B. nummularia, B. kaschgarica, Ribes meyeri, R. janczewskii, R. heterotrichum, R. villosum, R. malvifolium, Cotoneaster hissarica, Pyrus bucharica, P. regelii, P. tadshikistanica, P. cajon, Malus sieversii, Sorbus tianschanica, S. turkestanica, S. persica, Crataegus pontica, C. turkestanica, C. altaica, C. hissarica, C. songorica, Rubus caesius, Fragaria bucharica* (ohne wirtschaftliche Bedeutung), *Prunus sogdiana* (nahe *P. cerasifera*, der Alytschpflaume), *P. divaricata, P. domestica* (wohl verwildert), *Aflatunia* (nahe *Cerasus*) *ulmifolia* (ohne wirtschaftliche Bedeutung), *Cerasus verrucosa, C. tadshikistanica, C. erythrocarpa, Padus mahaleb, Rhus coriaria, Zizyphus jujuba, Vitis vinifera, Hippophaë rhamnoides, Elaeagnus angustifolia* (ohne Bedeutung), *E. orientalis, E. songarica, Punica granatum* (wild, nahe der Gartenform), *Diospyros lotus, Vitex agnus-castus.*

Mittelasien ist ein infolge des ariden Klimas stark verarmtes Refugium der tertiären Wälder, die in günstigen Lagen im Gebirge erhalten blieben. Das gilt insbesondere für die laubwerfenden Holzarten, deren Artenzahl ziemlich groß ist, wie folgende Liste (Artenzahl in Klammern) verdeutlicht:

Abelia (1; Caprifoliac.), *Acer* (5), *Aflatunia* (1; Rosac.), *Alnus* (1), *Armeniaca* (8; Aprikosen), *Atraphaxis* (1; Polygonac.), *Berberis* (6), *Betula* (10), *Cerasus* (4; Sauerkirschen), *Cotoneaster* (5), *Crataegus* (11), *Euonymus* (3), *Exochorda* (2; Rosac.), *Fraxinus* (3), *Grossularia* (1), *Jasminum* (1), *Juglans* (2), *Lonicera* (15), *Malus* (3; Apfel), *Mespilus* (1), *Padus* (1; Traubenkirsche), *Platanus* (1), *Populus* (9), *Prunus* (2), *Pyrus* (5; Birne), *Rhamnus* (1), *Ribes* (1), *Rubus* (4), *Sorbaria* (1; Rosac.), *Sorbus* (2), *Spiraea* (1), *Thelycrania* (2; Cornac.), *Viburnum*



Abb. 5.8.13: In der Laubwaldstufe im West Tyen Shan kommen die Wildobstarten nur in einzelnen Gruppen vor (vgl. p. 280). Es sind *Juglans, Malus, Prunus divaricata* inmitten von Steppengemeinschaften mit *Agropyrum trichophorum, Hordeum bulbosum,* sowie Groß-Umbelliferen (im Vordergrund links) *Ferula tenuisecta* oder auch *Prangos pabularia* (Foto V. N. PAVLOV).



Abb. 5.8.14: Walnußbestände im Fergana-Gebirge (Foto V. N. Pavlov): Links vorne alter *Juglans fallax*-Baum, in der Mitte ein *Prunus divaricata*-Bäumchen und *Lonicera*- sowie *Rosa*-Gebüsch. Im Hintergrund das Baubash-Alatau-Gebirgsmassiv.

(1), *Vitis* (2). Dazu kommen viele *Amygdalus*- (Mandeln), *Rosa*- und *Salix*-Arten.

Besonders auffällig ist die große Zahl von Wildobstarten, die teilweise richtige Wildobstfluren bilden (Abb. 5.8.7 und 5.8.13). Soweit es sich um Wildobstsorten handelt, bildeten diese in Mittelasien schon seit Jahrtausenden den Ausgangspunkt für unbewußte oder bewußte Züchtung und Auslese durch den Menschen. Das gilt auch für die Wilde Weinrebe, die nach Popov zu *Vitis vinifera* zu rechnen ist und nicht zu der europäisch-kaukasischen *Vitis sylvestris*.

Was die wilden Walnußbäume anbelangt, so neigt man heute in Mittelasien dazu sie alle zu der sehr polymorphen Art mit dick- oder dünnschaligen Früchten *Juglans regia* zu stellen und eine Reihe von Unterarten zu unterscheiden, während andere noch eine zweite Art als *Juglans fallax* abtrennen wollen. Der Walnußbaum ist in den mittelasiatischen Gebirgen sehr weit verbreitet (Abb. 5.8.14); oft sind es einzelne alte Bäume in Flußtälern und in Schluchten, aber auch schattige Waldbestände kommen vor (Korovin II, 1962). Für die *Juglans*-Wälder in 1433 m NN des Chatkal-Gebirges, das vom Talass-Alatau nach SW abgeht, werden folgende Klimawerte angegeben (Tab. 5.16).

Es handelt sich somit um ein mäßig warmes Klima mit nicht sehr kalten Wintern, einer abgemilderten Kontinentalität, einem regenreichen

Tab. 5.16: Temperatur- und Niederschlagswerte in der *Juglans*-Stufe des Chatkal-Gebirges in Mittelasien

Monate	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
Mittlere Temperatur (°C)	−3,4	−2,0	1,9	8,7	12,1	17,5	20,4	20,6	14,0	8,4	3,3	1,9	9,5
Temperaturminimum (°C)	−20,7	−15,1	−13,5	−1,6	−2,9	−2,2	4,2	5,2	0,7	−10,0	−13,4	−16,2	−20,7
Niederschläge (mm)	56	113	203	193	92	32	6,0	0,3	13	143	69	75	995

Frühjahr und trockenem Spätsommer (Juli-August), aber insgesamt relativ hohen Niederschlägen um 1000 mm im Jahr. Die Walnuß ist bis zu einem gewissen Grade kälteresistent. Die Verjüngung durch Samen ist gut (840–6000 Keimlinge pro ha). Auch ist eine Verjüngung durch Stockausschläge möglich. Die Stämme älterer Bäume werden bis zu 1 m dick.

Die Böden sind Braune Waldböden, humusreich, zuweilen mit einem Bleichhorizont; sie bleiben bis Anfang Juli feucht, trocknen dann jedoch rasch aus, so daß der Unterwuchs welkt. Im Frühjahr ist ein Schneeglöckchen-Aspekt vorhanden.

Die Wurzeln von *Juglans* gehen bis zu 3,5 m in die Tiefe, so daß auch die Wasserversorgung im Sommer gesichert ist, zumal die Standorte meist schattige Hänge, Rinnen oder Schluchten sind. Es ist nur eine Baumschicht vorhanden, die Strauchschicht ist spärlich und auch der Unterwuchs auffallend arm, was auf den Gehalt an Juglon in der Blattstreu zurückzuführen sein könnte.

Der Unterwuchs besteht aus: *Brachypodium sylvaticum, B. pinnatum, Festuca gigantea, Melica altissima, Agropyrum caninum, Poa nemoralis, Bromus benekeni, B. inermis, Carex polyphylla, Archangelica decurrens, Conioselinum latifolium, Ligusticum discolor, Aegopodium podagraria, Crepis sibirica, Alliaria officinalis, Impatiens parviflora, Lamium album;* dazu kommen weitere mittelasiatische *Cerastium-, Melandryum-, Senecio-, Allium-, Polygonatum-,* und *Arum*-Arten.

In Auenbeständen findet man viele Lianen, auch *Vitis vinifera,* mit sehr viel *Impatiens parviflora.* Die meisten Bestände sind 60–90 Jahre alt mit einem Stammdurchmesser von 35–65 cm. Die Stammzahl beträgt 120–150 ha^{-1}, der Ertrag an Nüssen pro Baum 3–32 kg (Popov 1940).

Ein wichtiger Wildobstbaum, der auch angebaut wird, ist *Pistacia vera.* Er gehört jedoch in die Halbwüstenstufe der Baumfluren. In diesen Baumfluren stehen die Bäume einzeln, weit voneinander entfernt. Bei den geringen Niederschlägen werden aber nur die oberen Bodenschichten durchfeuchtet. Deshalb streichen die Wurzeln weit horizontal nach allen Richtungen aus, so daß der Bestand eigentlich doch geschlossen ist. Die Bäume verbrauchen alles Bodenwasser für sich, nur im Frühjahr verbleibt ein gewisser Überschuß. Dieser wird von Ephemeren oder Ephemeroiden (meist schönblühende Zwiebelgewächse) mit kurzer Vegetationszeit ausgenutzt (Abb. 5.8.15). Die Baumfluren sind



Abb. 5.8.15: Baumfluren mit *Pistacia vera* (in 1500 m NN) und schön blühenden Ephemeroiden *(Eremurus olgae).* Ganz rechts großblättrige *Inula grandis,* in Nord-Afghanistan (Foto H. Freitag).

ökologisch somit ganz andere Lebensgemeinschaften als die Savannen (vgl. Bd. 2, ZB II), denen sie vielleicht äußerlich mit der grünen Grasschicht im Frühjahr ähneln. In den Savannen besteht zwischen Holzpflanzen und Gräsern ein scharfer Wettbewerb um das Wasser (Bd. 2, p. 124), in den Baumfluren dagegen nutzen die Ephemeren nur eine vorhandene ökologische Nische aus, wie die ephemere Frühjahrsvegetation mit den Geophyten in den Laubwäldern des ZB VI. Deswegen sollte man die ariden Baumfluren nicht als «Pseudosavannen» oder «Halbsavannen» bezeichnen, was einige russische Autoren machen.

e) Höhenstufen am Nordhang des Hindukush

Die Mittelasiatische Vegetation reicht nach Süden bis zum Hindukush (Breckle 1973, Freitag 1971). Wir bringen aus diesem Gebiet einige fotographische Aufnahmen von der Ephemeren-Wüste (Abb. 5.8.16), eine andere von den *Juniperus*-Baumfluren (Abb. 5.8.17), zwei weitere aus der unteren alpinen Dornpolsterflur (Abb. 5.8.18 und 19) und dazu eine aus der alpinen Stufe mit *Kobresia*-Rasen (Abb. 5.8.20). Sonst wird Afghanistan im Anschluß an Iran in Band 4 behandelt.

Ökosystemforschung im Bereich des Orobioms VII (rIII)

Es liegen viele Messungen der Phytomasse und der jährlichen Streumenge aus den verschiedenen Höhenstufen einzelner Gebirgszüge vor. Die entsprechenden Tabellen können bei Walter and Box (1983), pp. 184–191 eingesehen werden. Hier soll nur ein kurzer zusammenfassender Überblick gegeben werden.

Zlotin (1971) untersuchte die Vegetation auf den Hochebenen in 3000–4000 m NN des ariden Zentralen Tyen Shans auf ganz verschiedenen Böden (Tabelle 5.17).

Entsprechend schwankten die Werte der gesamten Phytomasse ($t \cdot ha^{-1}$), der jährlichen Streumenge ($t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$) sowie der Zoomasse ($t \cdot ha^{-1}$) außerordentlich stark. Wir greifen einige Beispiele heraus und nennen die dominanten



Abb. 5.8.16: Ephemeren-Halbwüste im Lößhügelland in Nord-Afghanistan (450 m NN), stark überweidet, Mitte März. Am Hang rechts im Hintergrund sind zahlreiche Baue von Steppennagern (Foto H. Freitag).



Abb. 5.8.17: Baumfluren mit *Juniperus seravschanica*, mit Büschen von *Ephedra equisetina* und mit geophytenreicher, relativ dichter Krautschicht (1900 m NN), im Juni (Foto H. Freitag).



Abb. 5.8.18: Subalpine Dornpolsterflur (mit *Acantholimon, Astragalus, Onobrychis*) mit Chenopodiaceen und *Cousinia* (*Cousinia*-Halbwüste) in Zentral-Afghanistan, westlich Bamian (3300 m NN) (Foto S.-W. Breckle).

Arten, auf die 50–90% der Phytomasse entfallen (in Klammern Deckung in %, Tab. 5.17).

Für einen *Malus sieversii*-Bestand im Transili-Alatau findet man einige Angaben in Tabelle 5.18.

Für denselben Bestand liegen auch die Bilanzzahlen für Stickstoff, Phosphor und Kalium vor.

Ähnliche Angaben findet man noch von weiteren 18 Hochgebirgs-Vegetationstypen vor.

Für die Wiesenbestände des Kirgiz-Gebirges (Nördlicher Tyen Shan) geben Popov et al. (1975) die Phytomasse in verschiedenen Höhenlagen an: 1 = *Bothriochloa ischaemum*-Trokkensteppe auf Heller Kastanienerde, 2 = *Stipa capillata-Agropyron repens-Festuca sulcata*-Gebirgssteppe auf Dunkler Kastanienerde, 3 = *Dactylis glomerata* krautreiche Wiese (40 Arten) auf Mächtigem Chernozem, 4 = *Phlomis oreophila-Poa angustifolia*-Hochgebirgswiese (70 Arten) auf tiefen Gebirgshumusboden, 5 = *Phleum phleoides-Alchemilla-Aegopodium alpestre*-subalpine Wiese auf subalpinem Humusboden (Tabelle 5.19).

Die Primärproduktion (lufttrocken) einer Wiese in 1900–1950 m NN schwankte in den Jahren 1969–1972 je nach der Niederschlagshöhe zwischen 0,87 und 1,46 t · ha^{-1} · a^{-1} (Malinovski 1975).



Abb. 5.8.19: Wie Abb. 5.8.18, aber Nahaufnahme von den *Acantholimon*-Dornpolstern (Foto S.-W. Breckle).



Abb. 5.8.20: *Leucopoa*-Steppe in 4000 m NN. An Erosionsrinnen mit Wasser von tauendem Schnee dichte *Kobresia*-Rasen (Koh-i-Bala, Foto S.-W. Breckle).

Tab. 5.17: Biomassenangaben von Hochebenen des Zentralen Tyen Shan

	Phytomasse	Streu	Zoomasse
Hochgebirgssteppen (3700–3300 m NN)			
Festuca tianschanica (15%)	8,8	3,5	3,0
Saussurea leucophylla (5–20%)	6,3	2,0	0,01
Hochgebirgssalzwüste (3200–3000 m NN)			
Limonium + *Reaumurea* (< 5%)	3,0	0,9	0,003
Halbwüste (30%) (3300–3100 m NN)			
Artemisia + *Oxytropis* (10–20%)	4,2	1,3	0,03
Moor (ca. 100%) (3700–3300 m NN)			
Carex melanantha u. a.	13,3	8,8	0,07
Kryophile Polsterflur (10%) (4000–3000 m NN)			
Dryadanthe tetrandra	16,8	2,9	0,03
Nasse Rasen (60%)			
Kobresia capilliformis	43,4	8,7	3,00

Tab. 5.18: Produktionsangaben für einen *Malus sieversii*-Bestand (nach Rodinov et al.)

	Phytomasse gesamt $(t \cdot ha^{-1})$ (unterirdische Werte in Klammern)	jährl. Zuwachs $(t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1})$	Streuabfall $(t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1})$	Zuwachs $(t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1})$
Baumschicht:				
Malus	88,6 (36,7)	5,82 (1,77)	4,79 (1,36)	1,03 (0,41)
Crataegus	17,8 (7,4)	1,22 (0,33)	0,79 (0,16)	0,43 (0,17)
Strauchschicht	0,8 (0,35)	0,32 (0,15)	0,32 (0,15)	– –
Krautschicht	16,3 (12,4)	7,50 (3,74)	7,50 (3,74)	– –
Gesamtbestand	123,5 (56,8)	14,86 (5,99)	13,40 (5,41)	1,46 (0,58)

Tab. 5.19: Phytomasse und Masse der Streuschicht von Wiesen-Biogeozönen im Kirgiz-Gebirge des nördlichen Tyen Shan (nach Popov et al., aus Malinovski 1975). Erläuterung von 1–5 auf p. 290.

Bestand	Höhenlage m NN	Phytomasse $(t \cdot ha^{-1})$ oberirdisch	unterirdisch	Streuschicht $(t \cdot ha^{-1})$
1	1200	4,34	64,8	1,40
2	1500	2,78	46,2	1,58
3	2000	2,89	42,4	2,95
4	2300	2,15	30,6	2,30
5	2400	2,68	29,5	3,43

5.9 Pedobiome: Amphibiome der Auenwälder der Amudarya

Im Osten wird die Karakum-Wüste durch den Flußlauf der Amudarya begrenzt. Dieser Fluß führt, wie bereits erwähnt, im Frühjahr und Frühsommer 4–5 Monate Hochwasser, wobei sich die Flußbreite auf das doppelte erweitert. Das Hochwasser beginnt Ende Juli abzufallen und erreicht den tiefsten Stand im Januar. Breite Flächen stehen somit bis zu einem halben Jahr unter Wasser. Auf sie werden je nach der Geschwindigkeit der Strömung verschiedene Sedimente abgelagert, Kies, Sand oder Ton im dauernden Wechsel. Sie bilden die Böden der sehr ausgedehnten Auen.

Feuchte Böden in ariden Gebieten verbrakken, aber nur soweit sie nicht jedes Jahr überschwemmt werden; denn durch die Überschwemmung wird die sich an der Oberfläche feuchter Böden bildende Salzkruste immer wieder ausgewaschen. In den Auen lassen sich 5 Stadien der Verlandung unterscheiden, von den tiefsten zu den höchsten Stufen:

1. Die vegetationsarme tiefe Stufe mit jährlicher starker Bodenumlagerung oder Sedimentation, als «Kaïre» bezeichnet, mit Pionierpflanzen;
2. die etwas höhere Stufe mit weniger beweglichen Böden, bedeckt mit Auwiesen;
3. die nächst höhere mit Hochgräsern und Stauden, eine undurchdringliche «Dzhangil»-Stufe;
4. die schon stabile Gebüsch-Aue und schließlich
5. die Auenwälder, als «Tugai» bezeichnet.

1. **Kaïre:** Auf den von Hochwasser abgetragenen oder mit Sedimenten bedeckten Flächen keimen, sobald der Boden aus dem Wasser auftaucht, eine Unzahl von Samen (100–500 m^{-2}). Auf Sand entwickeln sich Keimlinge von *Typha pallida,* auf tonigen Sedimenten solche von *Calamagrostis dubia.* Werden sie vom nächsten Hochwasser verschont, dann wachsen sie heran, doch gewinnen mit der Zeit die Hochgräser, wie Schilf *(Phragmites)* und das Wilde Zuckerrohr *(Saccharum spontaneum),* die Oberhand, womit das Stadium 3 erreicht wird.

2. **Auenwiesen** bilden sich nur dort, wo das Wasser ruhig fließt und feine Sedimente gleichmäßig abgelagert werden, was vor allem im Delta-Gebiet der Fall ist. Sie werden von rasenbildenden Arten bewachsen *(Cynodon dactylon, Puccinellia distans)* oder bei Verbrackung von *Aeluropus litoralis* mit ruderalen Arten, wie *Peganum harmala, Alhagi persarum;* dazu kommen *Poa bulbosa* var. *vivipara, Cardaria draba* u. a.

Auch sie gehen in Schilfbestände *(Phragmites communis, Ph. isiaca)* über.

Im Deltagebiet der Amudarya und am Ufer des Aralsees bis weit in das seichte Wasser hinaus bedekken diese Schilfbestände 300–600 Tausend Hektar. In diesem Gebiet ist die Bevölkerung ausschließlich auf die Nutzung der *Phragmites*-Flächen angewiesen: Sie dienen als ganzjährige Weide oder zur Heugewinnung (junge Triebe), aber auch zum Bau der Behausungen und als Brennholz (Heizwert höher als von Holz), weiterhin zur Befestigung der Wege; selbst die Grabmale werden aus *Phragmites* gefertigt. Sehr wichtig ist auch die Jagd zur Gewinnung von Fleisch und Pelzwerk.

Die Böden sind torfige, schlammige oder wiesenartige Sumpfböden, wobei nicht brackige und brackige Varietäten jeweils zu unterscheiden sind. Die Bestände variieren von sehr dichten, 3–4 (6) m hohen mit einer jährlichen Produktion an Trockensubstanz von $25\,t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ bis zu niedrigen und sehr offenen, lange Zeit überschwemmten.

3. **Dzhangil:** Es handelt sich um undurchdringliche Schilfbestände oder solche anderer Hochgräser, wie *Saccharum spontaneum,* das sich nur dort hält, wo das Grundwasser nicht unter 1,5–1,75 m sinkt, sowie das Riesengras *Erianthus purpurascens.* Die Hochgräser bilden oft die 2–4 m hohe Oberschicht, darunter wachsen dichte Bestände von Süßholz *(Glycyrrhiza glabra), Equisetum ramosissimum,* der Kameldorn *(Alhagi)* u. a. Sie alle haben unterirdische Rhizome und vertragen ein Zuschlämmen, *Saccharum* bis 30–40 cm, die anderen bis 10–15 cm. Die Rhizome werden jeweils in ein höheres Niveau verlegt (Kerbayev 1964).

4. **Auengebüsch:** Dieses nimmt die nächst höhere Stufe ein, dort wo bei Hochwasser der Boden bis zu 1 m unter Wasser steht. Es können geschlossene Bestände von *Salix songarica* und *S. wilhelmsiana* ohne Unterwuchs entstehen. Die Bodenoberfläche ist von einer Streuschicht aus Blättern und Zweigen bedeckt, auf der *Scytonema* eine Algenhaut ausbildet.

Findet bei selteneren Überschwemmungen eine Verbrackung statt, so entwickelt sich ein Gebüsch aus mehreren salzausscheidenden *Tamarix*-Arten mit Halophyten im Unterwuchs.

5. **Tugai:** Die typischen Auenwälder wachsen

auf leicht erhöhten Flächen, die nur kurze Zeit unter Wasser stehen. Die Böden sind Aulehme oder sandige Lehme. Die wichtigste Baumart ist *Populus diversifolia* («Turanga») mit *Populus pruinosa* («Petta»). Die Bäume werden 13–15 m hoch und erreichen ein Alter von 35–40 Jahren. Der Holzvorrat beträgt 90–200 $m^3 \cdot ha^{-1}$. Das Unterholz wird von Weiden *(Salix)* gebildet mit *Elaeagnus orientalis* an trockeneren Stellen. Auch *Tamarix* spp. und *Halimodendron halodendron* kommen auf leicht brackigen Flächen vor. Sehr üppig sind Lianen entwickelt, die bis zu den Baumkronen hinaufreichen *(Clematis orientalis, Cynanchum sibiricum, Asparagus persicus)*.

Die Krautschicht ist artenärmer und wechselt je nach den Licht- und Bodenverhältnissen sehr stark.

Ungestörte Auenwälder findet man heute selten, denn der Holzbedarf der Bevölkerung ist groß. Es verbleiben leichte parkartige Bestände, die mit ruderalen Arten durchsetzt sind.

Dort, wo der Boden nur noch selten überflutet wird, aber das Grundwasser zeitweise hoch steht, tritt eine Verbrackung ein. Es bilden sich dann Bestände aus *Tamarix*-Büschen mit einem halophilen Unterwuchs. Sie leiten über zu dem Haloxyletum ammodendri, das auch in der Sandwüste vertreten ist, dort wo die Wurzeln das Grundwasser erreichen. Die Phänologie der Auen am Mittellauf der Amudarya ist folgende:

Die frostfreie Zeit dauert am Mittellauf des Flusses von Ende März bis Anfang November. Sie beträgt im Mittel 216 Tage (190–246). Anfang April ergrünt die Aue. Ende April setzt ein starkes Wachstum ein. *Glycyrrhiza* blüht in der ersten Maihälfte, bevor sie von den Gräsern überwachsen wird. Anfang Juni herrscht ein rötlicher Ton vor, bedingt durch die Blüte von *Tamarix* und das reiche Fruchten von *Glycyrrhiza*. Erst Mitte Juli gelangen nacheinander die Hochgräser zur Blüte. Sie erzeugen eine silbrig weiße Färbung. *Erianthus* und *Phragmites* blühen erst in der ersten Augusthälfte. Der letzte Aspekt der reifenden Gräser wird durch einen dunkelgelben Ton gekennzeichnet.

In den Auenwäldern bildet die Pappelblüte den ersten auffallenden Aspekt. Gegenüber der Sandwüste beginnt die Entwicklung auf den feuchten Böden der Aue um einen Monat später.

Die Produktivität der Auen ist bei der günstigen Wasserversorgung sehr hoch. Von den Auenwäldern liegen nur Angaben über die Phytomasse vor. Für über 2 m hohe Schilfbestände in der Aue des Mittellaufs der Amudarya wird eine gesamte Phytomasse von 106–133 $t \cdot ha^{-1}$ angegeben, wobei die unterirdische doppelt so groß ist wie die oberirdische. Die Netto-Primärproduktion beträgt 39–46 $t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$, wobei die oberirdische etwa 5mal höher ist als die unterirdische (Gladyzhev 1969).

Genauere Angaben findet man bei Walter and Box (1983, pp. 95–101, und Literaturangaben auf p. 104, für die Karakum-Wüste auf pp. 157–159).

5.10 Zono-Ökoton zu den Wüsten Zentralasiens

Als ein solches können die Wüsten der Dsungarei bezeichnet werden, die floristisch noch vieles mit den Wüsten Kazakhstans und Mittelasiens gemeinsam haben und auch klimatisch eine Mittelstellung zwischen Mittelasien und Zentralasien einnehmen. Wir kommen auf dieses Gebiet in Teil 6 zurück.

Teil 6: Extrem arides Subzonobiom VII (r III) in den Zentralasiatischen Wüsten

6.0 Allgemeines

Zentralasien besteht aus einer Reihe von großen Beckenlandschaften mit hohen Gebirgen dazwischen. Es ist ein riesiges Gebiet mit innerem Abfluß. Nur im Süden und Osten greifen die großen Flußsysteme Indiens, Südostasiens und Chinas mit ihren Oberläufen in dieses Gebiet herein. Die Abgrenzung Zentralasiens im Osten von Mittelasien und im Norden von Sibirien ist ökologisch nicht ganz leicht. Wir bringen auf Abb. 6.0.1 die Gliederung nach Grubov (1972), nach der die Dsungarei (1) schon zu Zentralasien gerechnet wird; dieses Gebiet ist jedoch ein Übergangsgebiet mit Niederschlägen, die ähnlich wie im angrenzenden Kazakhstan mit leichtem Sommermaximum ziemlich regelmäßig über das ganze Jahr verteilt sind (Abb. 6.0.2). Auch floristisch hat der westliche Teil viel Gemeinsames mit der Karakum. Die Ostgrenze von *Haloxylon persicum* z. B. verläuft mitten durch die Dsungarei, deren zentraler Teil vorwiegend eine Sandwüste ist. Sibirien wird im Süden durch die Gebirge Altai, Westlicher und

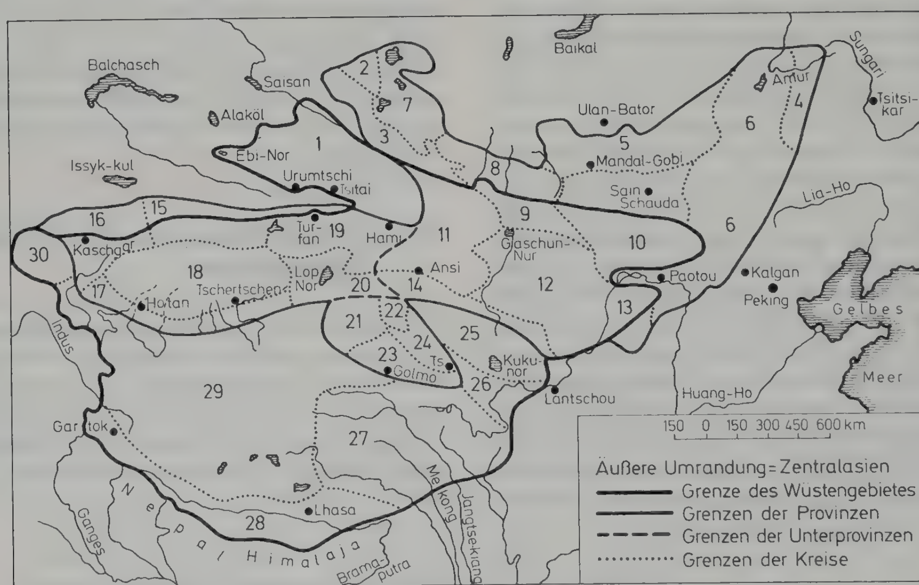


Abb. 6.0.1: Geobotanische Gliederung von Zentralasien (nach Grubov):
Dsungaro-Ostkasachische Provinz (gehört mehr zu Mittelasien) 1 Dsungarei.
Mongolische Provinz (2–24) Mongolei (2–14) Steppen und Halbwüsten mit den Kreisen: 2 Kobdo-Becken, 3 Mongolischer Altai, 4 Cis-Hingan-Gebiet (im Osten), 5 Mittlere Chacha, 6 Ost-Mongolei, 7 Becken der Großen Seen, 8 Tal der Seen; Wüsten mit den Kreisen: 9 Gobi-Altai, 10 östliche Gobi (im Norden Steppen), 11 westliche Gobi (südl. Hälfte = Peischan), 12 Alaschan-Wüste, 13 Ordos (im Südosten Steppen), 14 Korridor Hessi (Chesi). Kaschgarien (Tarim-Becken) (15–20) Kreise: 15 nördliches und 16 westliches Kaschgarien (nur in tiefen Lagen Wüste), 17 südliches Kaschgarien, 18 Takla-Makan, 19 östliches Kaschgarien, 20 Lop-Nor-Senke. Tsaidam (21–24) Kreise: 21 nordwestliches Tsaidam, 22 nördliches Tsaidam, 23 südöstliches Tsaidam, 24 östliches Tsaidam.
Tibetische Provinz (25–30), wird zu den Wüsten VII (tIX) gestellt (vgl. Teil 7). Kreise: 25 Nanschan (Richthofen-Gebirge), 26 Amdo (Chamdo), 27 Hsinkiang-Gebiet (der tiefen Flußtäler mit Wald), 28 Süd-Tibet (Längstal), 29 Tschantang (Chang-Tan) = Hochtibet, 30 Pamir.

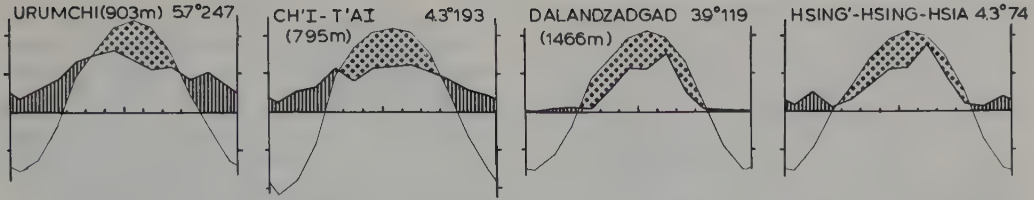


Abb. 6.0.2: Klimadiagramme von Urumchi (Urumtschi) und Ch'i-T'ai (Tsitai), zweier Oasen am Südrand der Dzungarei. Dazu die Klimadiagramme von Dalandzadgad in der Gobi und Hsing-Hsing-Hsia in der Peishang-Wüste.

Östlicher Sayan, sowie die Gebirge südlich vom Baikalsee begrenzt. Aber die Vegetation im Becken des Tuwa-Gebietes südlich vom Westlichen und Östlichen Sayan und nördlich von den Westlichen und Östlichen Tannu-Ola-Gebirgszügen (Grenze zur Äußeren Mongolei) weist noch sibirische Züge auf (Abb. 6.0.3). Das Flußsystem gehört zum Einzugsgebiet des Yenisey, der zwischen dem Altai und Westlichen Sayan-Gebirge seinen Lauf nach Norden zum Nördlichen Eismeer einschlägt. Von der Äußeren Mongolei (Mongolischer Volksrepublik) tragen die höher gelegenen Teile mit den Gebirgskämmen noch sibirische Wälder und die Steppen in den tieferen Teilen erinnern floristisch an die des Transbaikalgebiets. Deswegen trennt Grubov auf Abb. 6.0.1 die Gebiete 2–8 von Zentralasien ab und rechnet nur den südlichen Teil, der zur abflußlosen Gobi-Wüste gehört, zu Zentralasien, das sich floristisch durch eine Reihe endemischer Gattungen und vieler endemischer Arten unterscheidet.

Das zentralasiatische oder mongolische Element in Zentralasien zeichnet sich durch eine Reihe alter Taxa aus, die in Asien sehr isoliert dastehen, z. B. *Potaninia mongolica* – eine Rosacee, die mit der capensischen Gattung *Cliffortia* verwandt ist, oder *Ammopiptanthus mongolicus* und *A. nanus* (von *Piptanthus* abzu-

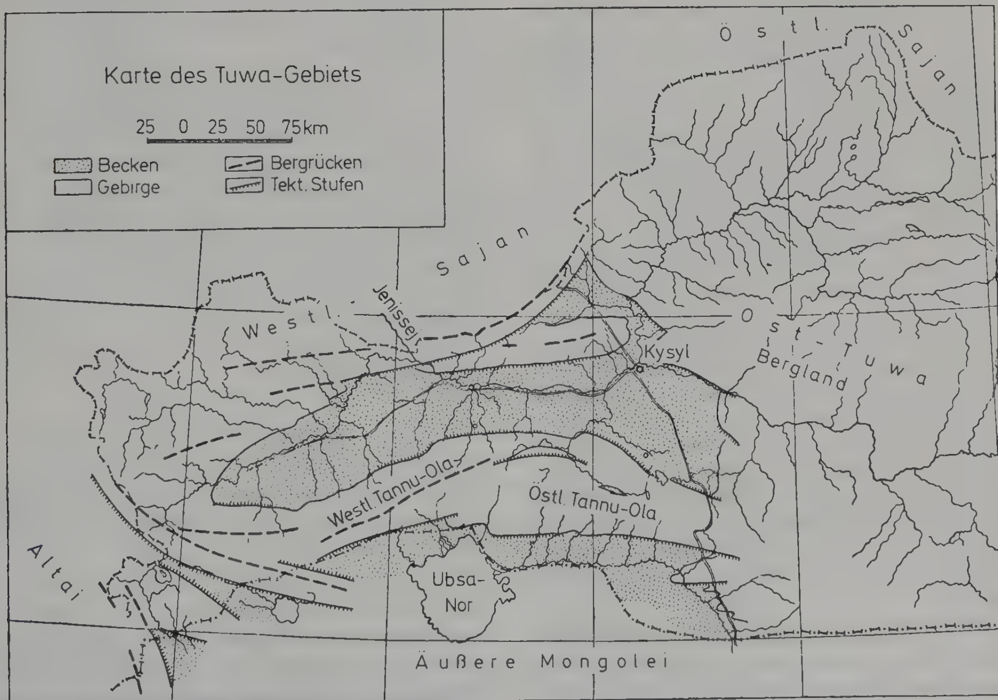


Abb. 6.0.3: Tuwa-Gebiet als Übergangszone von Sibirien zur Äußeren Mongolei mit noch sibirischen Gebirgswäldern und Steppen, die von den sibirischen zu mongolischen überleiten.

trennen) – Leguminosen, die zur südafrikanischen Gattung *Podalyria* nahe Beziehungen aufweisen, oder auch die taxonomisch isolierten Arten *Zygophyllum xanthoxylon*, *Z. kaschgaricum*, *Tetraena mongolica*, *Brachanthemum gobicum* (Comp.). Sehr kennzeichnend für Zentralasien sind die strauchförmigen *Caragana* spp., und *Hedysarum* spp. (beides Leguminosen).

Typische nur in Zentralasien vorkommende Arten sind folgende:

In Sandwüsten: *Caragana microphylla*, *C. bungei*, *C. korshinskii*, *Hedysarum scoparium*, *H. mongolicum*, *Atraphaxis frutescens*, *Oxytropis aciphylla*, *Salix flavida* und die Kräuter *Artemisia ordosica*, *A. sphaerocephala*, *Pugionium cornutum* (Cruc.), *Agriophyllum gobicum*, *Psammochloa villosa*.

In sandig-kiesigen Wüsten auf Hochflächen der Kreide- und Tertiärformation: *Zygophyllum xanthoxylon*, *Z. kaschgaricum*, *Potaninia mongolica*, *Ephedra przewalskii*, *Nitraria sphaerocarpa*, *Reaumuria soongarica*, *Calligonum mongolicum*, *Anabasis brevifolia*, *Salsola passerina*, *Caragana pygmaea*, *C. frutescens*, *Asterothamnus* spp. (Comp.), *Artemisia xerophytica*, *Ammopiptanthus mongolicus*, *Stipa glareosa*, *S. gobica*. Arten, die auch noch in der kazakhisch-dsungarischen Provinz vorkommen, sind: *Sympegma regelii*, *Iljinia regelii*, *Ceratoides papposa*, *Convolvulus tragacanthoides*, *C. gortschakovii*.

In Stein- und Schuttwüsten der Erhebungen: *Gymnocarpus przewalskii* und die bereits genannten *Nitraria*-, *Zygophyllum*-, *Tetraena*-, *Ammopiptanthus*-Arten, sowie *Iljinia*, *Sympegma* und *Salsola laricifolia*.

In Salzwüsten: *Kalidium gracile* und *K. cuspidatum* (während *K. foliatum* mehr turanogobisch ist, ebenso wie *Haloxylon ammodendron*, *Tamarix chinensis*, dazu andere, die auch in Mittelasien verbreitet sind).

Für Zentralasien charakteristische Arten sind außerdem noch *Tanacetum* (= *Hippolytia*) *achilleoides*, *T. trifidum*, *T. gobicum* sowie *Allium mongolicum* und *A. polyrrhizum*.

800 Flechten, die von SVEN HEDIN auf seiner NW-China-Expedition gesammelt wurden, hat MAGNUSSON (1940) bestimmt. Es überwiegen steinbewohnende Krustenflechten der Gattungen *Dermatocarpon*, *Acarospora*, *Lecidea*, *Buellia*, *Rinodina*, *Caloplaca*, *Heppia* und insbesondere *Lecanora*. Die Verwandtschaft mit den Flechten aus den Wüstengebieten Vorderasiens und Nordafrikas ist unverkennbar. Neben diesen Funden aus den Wüsten und Steppen werden einige aus Kiefernwäldern und von alpinen Matten angeführt.

Die in Mittelasien so große Flächen einnehmenden Gips-, Ton- und Lößwüsten sind in Zentralasien kaum vertreten.

Der nördliche Teil von Zentralasien gehört zur mongolischen Florenprovinz, der südliche zur tibetischen, während die Dsungarei ein Übergangsgebiet ist und der Flora nach zur kazakho-dsungarischen Florenprovinz gestellt wird (Abb. 6.0.1).

Da nur wenige ökologische Untersuchungen aus Zentralasien vorliegen, werden wir nur eine kurze Beschreibung der einzelnen Wüstengebiete geben und gliedern den Teil 6 nach diesen. Wir stützen uns dabei vor allem auf das 2bändige Werk von PETROV (1966/67) in russischer Sprache. Eine etwas ausführlichere Darstellung von Zentralasien als hier findet man bei WALTER (1974, S. 284–327) in deutscher Sprache und bei WALTER and BOX (1983, S. 193–269) in englischer Sprache.

6.1 Das Übergangsgebiet der Äußeren Mongolei (ohne Wüste Gobi)

Für dieses Gebiet, das sich von 88° E bis zu 120° E (etwa 2400 km) und von 42° N bis zu 52° N (über 1000 km) erstreckt, liegt eine farbige sehr detaillierte, große Vegetationskarte aus dem Jahre 1979 vor (A. A. YUNATOV und B. DASHNYAM, Herausgeber E. M. LAVRENKO unter Mitwirkung von 6 weiteren Autoren) im Maßstab 1 : 1,5 Millionen.

Auf dieser Karte findet man folgende Zahlen von Signaturen: 1) 7 Signaturen für alpine (Golez) und eine für subalpine (Podgolez) Gebirgstundratypen, 2) 5 für Nadelwälder (Taiga) und 4 für Steppenwälder, sowie 3 Signaturen für Gebüsche, 3) 14 Signaturen für krautreiche Wiesensteppentypen, 4) 12 Signaturen für trockene Horstgrassteppen der tieferen Lagen, 5) 16 Signaturen für die Halbwüsten-Steppen 6) 22 Signaturen für verschiedene Wüsten- und Halophyten-Gesellschaften; dazu kommen 14 Signaturen für die Auentypen in den Flußtälern und um die Seen. Das sind insgesamt 98 Signaturen, wobei viele von diesen durch Zahlen noch weiter unterteilt sind.

Auf einer kleineren Nebenkarte (1 : 10 Millionen), die wir in Schwarz-Weiß-Ausführung wiedergeben (Abb. 6.1.1), wird die Verbreitung der genannten großen Vegetationstypen gezeigt.

Die Klima-Nebenkarte (Abb. 6.1.2) mit Januar- und Juliisothermen, sowie den Jahresniederschlägen zeigt deutlich, daß die Vegetationsgliederung vor allem durch das Klima (Niederschläge und Temperatur) bedingt wird, die wiederum vom gebirgigen Relief mitbestimmt wird. Die Nebenkarte mit den Bodentypen, auf deren

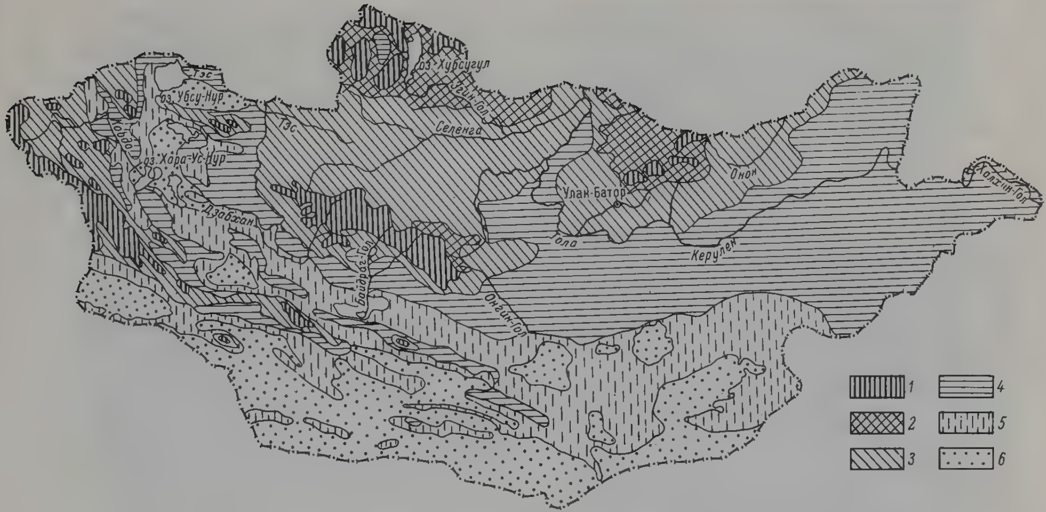


Abb. 6.1.1: Vegetationszonen der Äußeren Mongolei (GRUBOV 1980): 1 Hochgebirgsvegetation (im Norden und im Khentai-Gebirge in der Mitte); 2 Waldvegetation im nördlichsten Teil, 3 Waldsteppen und Wiesensteppen mit dem Selenga-Fluß (im Westen), der Hauptstadt Ulan-Bator (in der Mitte) und dem Onon-Fluß (im Osten), 4 Trockene Steppen mit dem nach Osten entwässernden Kerulen-Fluß, 5 Wüstensteppen (Halbwüsten), die überleiten zur Gobi, einer abflußlosen Wüste, ebenso wie das Becken der großen Seen im Nordwesten auf der Karte.



Abb. 6.1.2: Karte der Äußeren Mongolei mit der Verteilung der Jahresniederschläge (Signaturen links und in mm) und mit den Isothermen des Juli (Linien mit positiven Zahlen für °C) und den Januar-Isothermen (Linien mit negativen Zahlen für °C). Nach GRUBOV (1980).

Wiedergabe wir verzichten, weist eine weitgehende Parallelität zur Vegetationskarte auf. Die ganze Palette der Bodentypen von den Tundraböden, über die Podzolböden zu den Chernozemen, Kastanozemen, Burozemen, Serozemen und Solonetz- sowie Solonchak-Böden ist vertreten. Die obere Waldgrenze bildet *Larix* (Abb. 6.1.3).

Die Nadelwälder (Abb. 6.1.4) werden, wie zu erwarten, durch *Larix sibirica, Pinus sibirica*



Abb. 6.1.3: Obere Waldgrenze mit *Larix sibirica* in über 2200 m NN im Norden der Äußeren Mongolei (Foto P. Hanelt). Dichter Zwergbirken *(Betula rotundifolia)*-Teppich, dazu *Dryas*-Matten auf windexponierten Stellen mit geringer Schneebedeckung.

(auf moorigen Böden im Gebirge) mit *Ledum palustre, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Pyrola incarnata* sowie *Bergenia crassifolia* gebildet, oder es sind Mischwälder aus *Larix sibirica* und *Pinus sibirica* mit *Linnaea borealis* im Unterwuchs. Auch Wälder aus *Abies sibirica* und *Picea obovata* sind vertreten mit *Betula fruticosa* sowie *Sorbus aucuparia* in der Strauchschicht und *Linnaea, Rubus arcticus, Pyrola rotundifolia* sowie *Vaccinium* spp. im Unterwuchs. Dazu kommen *Pinus sylvestris*-Wälder mit *Rhododendron dahuricum* auf dem Khentei-Gebirge in höheren Lagen, die im unteren Teil der Hänge in *Pinus sylvestris-Betula platyphylla*-Wälder übergehen mit *Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Pyrola incarnata* und *Vaccinium vitis-idaea* im Unterwuchs (Abb. 6.1.5).

Die Steppen entsprechen mehr dem ostsibirischen Typus mit *Festuca lenensis, Helictotrichon schellianum, Stipa sibirica, S. baicalensis, Cleistogenes (Diplachne) squarrosa,* aber auch *Filifolium (Tanacetum) sibiricum* u. a. In dem ganzen Land ist die Beweidung durch Nomaden, die mit ihren Yurten (Zelten) herumziehen, die Hauptnutzungsart des Landes. Die besten Weiden sind in den Flußtälern mit ihren Auen. Deshalb wurden diese besonders ausführlich untersucht (Grubov 1980):

Im Hochgebirge sind die Auen nicht ausgebildet. Sie beginnen erst in der Lärchenwaldstufe, bestehen jedoch aus alpinen *Kobresia bellardi-*



Abb. 6.1.4: Gebirgstaiga am Hang mit *Larix sibirica* und kleiner offener Stelle in Südexposition mit Gebirgssteppe. Im Vordergrund Talwiesen (1900 m NN) mit *Iris biglumis* und auf den Flußschottern Weidengebüsch (Foto P. Hanelt).

Matten, infolge der Kaltluftseen in den Tälern. Die Steppenauen beginnen dort, wo auf den trockeneren Teilen der Aue *Stipa krylovii* auftritt; die Auen der Wüstensteppen werden durch *Allium polyrrhizum* gekennzeichnet, die Wüstenauen durch die halophile *Nitraria sibirica.* Es findet eine gewisse Verschiebung gegenüber den zonalen Vegetationsgrenzen statt. In dieser 283 Seiten umfassenden Arbeit sind in über 72 Tabellen die Artenlisten für die einzelnen Auengesellschaften enthalten (Abb. 6.1.6).

Die zonale Vegetation wurde von Yunatov (1950), Gerasimov und Lavrenko (1952), Vipper (1953) und Kalinina (1954) eingehend untersucht.

Das Vegetationsmosaik an der Wald-Steppen-Grenze im Khentey-Gebirge schildern Hilbig und Knapp (1983).

Den genaueren Aufbau der Steppenvegetation mit ostsibirischem Charakter (Abb.6.1.7) mit *Filifolium sibiricum* zeigt das Profil auf Abb. 6.1.8. Weitere Einzelheiten sind bei Walter (1974, S. 291–296) einzusehen.

Ein Eindruck von den Wüstensteppen, die schon zur Gobi-Wüste überleiten, gibt die

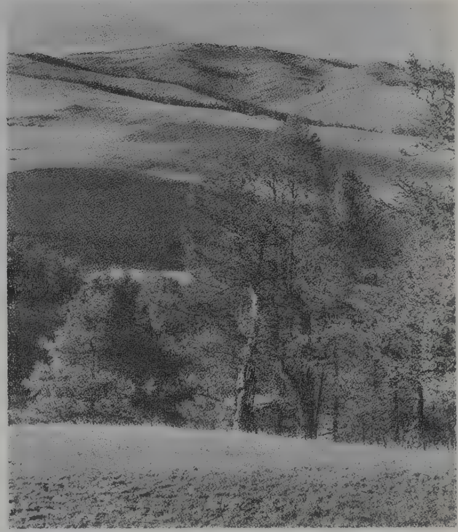


Abb. 6.1.5: Khentai-Gebirge: Übergangsstufe zwischen Wald (nur noch in Schluchten) und Gebirgssteppen (Foto P. Hanelt).

Abb. 6.1.6: Im Vordergrund Auenwald des mittleren Selenga-Tals (östl. Muren) im Steppengebiet (3 Zelte der Nomaden) mit *Festuca, Poa, Koeleria* u. a. Am Nordhang des Gebirges *Larix*-Wald (Foto P. Hanelt).



Abb. 6.1.7: Wiesensteppen im Hochland westlich von Ulan-Bator mit *Festuca lenensis, Poa botryoides, Koeleria gracilis* u. a. (Foto P. Hanelt).

Abb. 6.1.9. Die Deckung in diesen Steppen ist schon sehr gering. Die wichtigsten Arten sind einige *Stipa*-Arten aus der Reihe Barbatae (*Stipa gobica, S. glareosa* u. a.) und *Allium polyrrhizum* (Abb. 6.1.10). Eine ergänzende Studie von den trockenen Steppen südlich von Ulan Bator mit einer vollständigen Floren- und Faunenliste wurde von der Sowjetisch-Mongolischen Biologischen Expedition verfaßt (Lavrenko, Hsg., 1984).

Der südlichste Teil der Mongolischen Volksrepublik gehört schon zur Wüste Gobi, die sich weit über die Staatsgrenze nach Süden erstreckt. Wie das Klimadiagramm von Dalandzadgad (Abb. 6.0.2) zeigt, entspricht das Klima schon dem von Zentralasien mit ausgesprochenen Sommerregen (Maximum im August) und einer langen Dürrezeit.

6.2 Die Wüste Gobi

6.2.1 Allgemeines

Die Gobi nimmt von den auf Abb. 6.0.1 eingezeichneten Gebieten den östlichen Teil von 1 (Dsungarische Gobi), den nördlichen von 11 und die Teile 9 und 10 ein. Die Höhenlage ist um 1000 m. Die Winter sind kalt (Januar um – 20 °C, absolute Minima bei fast – 40 °C) und trocken; eine geschlossene Schneedecke fehlt. Da die Tagesmaxima im Winter aber über Null steigen, verdunstet der Schnee und der trockene Boden gefriert nicht. Die Strahlung ist stark. Die Sommer sind heiß, doch die Jahrestemperatur liegt nur wenige Grad über 0 °C. Die Höhe der Sommerniederschläge überschreitet 100 mm selten, oft sind es 40 mm und regenlose Jahre kommen vor, insbesondere im trockeneren westlichen Teil. Eine Ephemeren-Vegetation im Frühling fehlt ganz. Es herrschen strauchförmige, zentralasiatische Florenelemente vor (*Caragana* spp., *Hedysarum* spp. *Zygophyllum* spp. und eine Reihe von endemischen Gattungen). Die Gobi ist überwiegend eine Steinwüste mit spärlicher Vegetation (Abb. 6.2.1) Diese ist meist kontrahiert, d. h. an Erosionsrinnen gebunden. Oasen fehlen, deshalb ist die Wüste unbesiedelt. In Erosionsrinnen mit Grundwasser stehen einzelne *Ulmus pumila*-Bäumchen (Abb. 6.2.2); auch *Haloxylon ammodendron* kann in sandigen Depressionen mit für die Wurzeln erreichbarem Grundwasser wachsen (Abb. 6.2.3). Insgesamt ist es eines der trostlosesten Wüstengebiete der Erde (Abb. 6.2.4).

Eine gewisse Sonderstellung nimmt der westlichste Teil – die Dsungarische Gobi – durch das Auftreten von dem kasacho-dsungarischen Geoelement *Nanophyton erinaceum* (Chenop.), dem «Tar», ein (Abb. 4.3.6). Dieser Strauch ist auch für das Gebiet der Großen Seen (Ubsa-Nor-Becken) typisch und wird von *Stipa glareosa* und *Artemisia incana* s. l. begleitet; es handelt

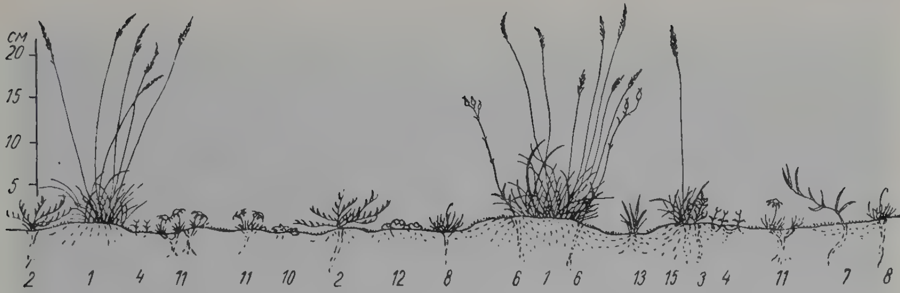


Abb. 6.1.8: Profil durch die *Festuca lenensis – Tanacetum sibiricum* – Steppe mit horizontaler Projektion auf einer 1 m^2-Fläche (nach KALININA aus WALTER 1974). 1 *Festuca lenensis*, 2 *Tanacetum sibiricum*, 3 *Scabiosa fischeri*, 4 *Androsace incana*, 5 *Thymus serpyllum* s. l., 6 *Silene jenissensis*, 7 *Polygonum angustifolium*, 8 *Arenaria capillaris*, 9 *Potentilla sericea*, 10 *P. acaulis*, 11 *Arctogeron gramineum*, 12 *Orostachys spinosa*, 13 *Allium bidentatum*, 14 *Artemisia commutata*, 15 *Koeleria gracilis*, 16 *Amblynotus subovatus*, 17 *Alyssum lenense*, 18 *Parmelia vagans*.



Abb. 6.1.9: Wüstensteppe (Halbwüste) bei Bulgan im Gobi-Grenzgebiet Ende Juni mit fruchtender, sehr dicht stehender *Stipa glareosa*. Dazu *Allium polyrrhizum* und *A. mongolicum* (Foto P. Hanelt).

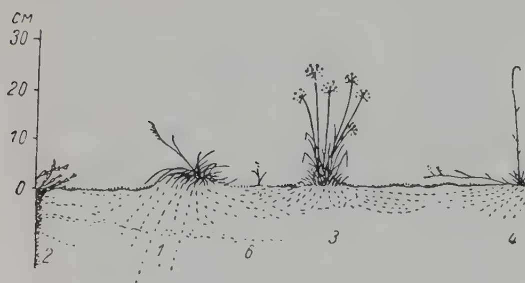




Abb. 6.1.10: Profil und Horizontalprojektion von der *Allium-Stipa*-Wüstensteppe (nach Kalinina aus Walter 1974). Verteilung der Arten auf einem m^2: 1 *Stipa glareosa* + *S. gobica*, 2 *Anabasis brevifolia*, 3 *Allium polyrrhizum*, 4 *Cleistogenes mutica*, 5 *Carex durinscula*, 6 *Eragrostis minor*.

sich um eine mittelasiatische Einstrahlung. Auch in diesem Teil spielt die Sandwüste nur eine geringe Rolle, doch ist sie stärker bewachsen (Abb. 6.2.5); es kommen jedoch Flächen von 0,5–1 km Durchmesser mit bis 5–10 m hohen Sanddünen vor, die von *Tamarix* bewachsen sind; ihre Entstehung geht auf die Sandansammlung durch diesen Strauch zurück. Kleine Oasen kommen vor und zwar an quelligen Stellen am Fuß von Erhebungen, durch aufgestautes Grundwasser, wenn Felsriegel größere Abflußrinnen durchqueren, oder dort, wo Trockenflüsse auslaufen. An solchen Standorten findet man *Phragmites communis, Calamagrostis macilenta, Sophora alopecuroides, Glycyrrhiza uralensis, Alhagi sparsifolia, Poacynum pictum* (Apocyn.), *Hordeum brevisubulatum, Polypogon monspeliensis, Potentilla anserina, Epilobium palustre, Triglochin palustre* u. a. Durch Verdunstung von der nassen Bodenoberfläche kann sich eine Salzkruste bilden, trotzdem wachsen an solchen Stellen, im nicht salzigen Grundwasser wurzelnd, *Populus diversifolia* (Abb. 6.2.6), *Elaeagnus moorcroftii* und *Salix* zusammen mit *Phragmites, Elymus* und *Lasiagrostis*. Am Rande von solchen Oasen stehen *Tamarix ramosissima* (Abb. 6.2.7), *Nitraria tangutorum* (oft mit dem Parasiten *Cynomorium), Lycium ruthenicum* oder *Haloxylon* meist auf angewehten Sandhügeln.

Die schwach besiedelten Wüstensteppen und unbesiedelten Wüsten sind Regionen von selte-



Abb. 6.2.1: Südliche Gobi mit der endemischen Gattung *Brachanthemum gobicum,* einer Composite (Foto BESPALOVA).



Abb. 6.2.2: *Ulmus pumila*-Bäumchen in einer Erosionsrinne mit Grundwasser in der südlichen Gobi (Foto BESPALOVA).



Abb. 6.2.3: *Haloxylon ammodendron* in der sandig-kiesigen Gobi bei Bulgan. Stockausschläge einer alten Pflanze, deren mächtige Pfahlwurzeln durch die Sandschichten die undurchlässige Stauschicht erreichen und über dieser sich verzweigen (Foto BESPALOVA).

nen Wildarten, die unter strengem Schutz stehen. Das sind der Mongolische Kulan *(Asinus hemionus)*, die Saiga-Antilope *(Saiga tatarica)*, die Gazelle *(Gazella subgutturosa)* und das Wilde Kamel *(Camelus ferus)*. Das wilde Przewalski Pferd *(Equus przewalskii)* kam in der Gobi vor, wurde jedoch in den letzten Jahrzehnten nicht mehr gesichtet. Es könnte ausgestorben sein.

Sehr verbreitet sind in der Wüstensteppe und Wüste die Nagetiere der Gattungen *Allactaga, Alactagulus, Dipus, Salpingotus, Cardiocarnius, Meriones* und die Zwerghamster *Allocricetulus, Cricetulus* und *Phodopus. Rhombomys* ist an *Haloxylon-* und *Nitraria*-Bestände gebunden. Der Suslik (*Citellus erythrogenys* und die Pika *(Vehotona pallasii)* sind in der Wüstensteppe verbreitet. Der ausgegrabene Boden beträgt im Mittel 22–52 $dm^3 \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$. In der Wüste sind die Nager seltener.

Von den häufigen Reptilien sind Arten der Gattung *Eremias* und *Phrynocephalus versicolor* zu nennen. *Agama stoliczkana* kommt nur in Wüstengebieten mit anstehendem Granit vor (STUBBE und CHOTOLCHU 1968, ZEVEGMID et al. 1974).

6.2.2 Ökologische Untersuchungen in der nördlichen Gobi

In der nördlichen Gobi bei Bulgan haben Wissenschaftler vom Botanischen Institut der Akad. d. Wiss. in Leningrad und der Mongolischen Volksrepublik an einer Versuchsstation in 1000 m NN (44° 12′ N, 103° 10′ E) ökologische

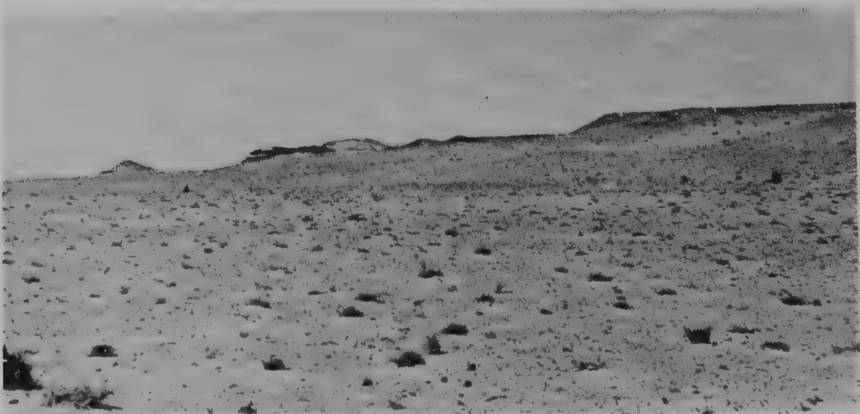


Abb. 6.2.4: Fast vegetationslose Wüstenfläche bei Bulgan. Einzelne Zwergsträucher von *Reaumuria soongorica* oder *Convolvulus fruticosus* (Foto BESPALOVA).

Untersuchungen 1970–1974 durchgeführt (Rodin, ed. 1975, 1977).

Die Niederschlagshöhe in diesem Wüsten-Steppengebiet beträgt 130–150 mm, von denen der größte Teil im Sommer fällt. Die mittlere Jahrestemperatur ist 3,8 °C (Juli 21,4 °, Januar – 15,9 °). Die Temperatursumme > 10 ° erreicht 2200 °, die jährliche Sonnenscheindauer 3200h, die Strahlung 120 kcal · cm^{-2} · a^{-1}. Die frostfreie Periode dauert 150 Tage, die Vegetationszeit beginnt im April–Mai. Die mittlere Windgeschwindigkeit ist 3,5 m · sec^{-1}.

Die Böden sind 20–70 cm tiefe solonzierte, sandige Burozeme mit nur 0,2% Humus, aber starkem Abfluß. Die Vegetation deckt 7–10%:

Reaumuria soongorica (3400 Pflanzen · ha^{-1}), *Brachanthemum gobicum* (980 Pfl. · ha^{-1}), *Salsola passerina* (480 Pfl. · ha^{-1}), *Zygophyllum xanthoxylon* (320 Pfl. · ha^{-1}), dazu zerstreut *Nitraria sibirica, Potaninia mongolica, Stipa glareosa, Convolvulus ammanii* u. a. Insgesamt sind es 45 Arten (im Einzelbestand 25–35 Arten). Die Deckung ist 7–10%. Die Phytomasse betrug beim steppenartigen *Agropyron fragile-*



Abb. 6.2.5: Stärker bewachsene sandige Halbwüstenzone westlich von Bulgan mit Sträuchern von *Caragana bungei* im Vorland des Arc-Bogd, Südgobi-Aimak (Foto P. Hanelt).



Abb. 6.2.6: Dzun Mod-Oase mit einer Wasserstelle und einem Pappelbestand *(Populus diversifolia)* herum in der westlichen Transaltai-Gobi (Foto P. Hanelt).



Abb. 6.2.7: Takyr-Fläche mit einzelnen *Tamarix ramosissima*-Sträuchern auf kleinen abgewehten Sanddünen in der westlichen Transaltai-Gobi, südlich von den Tost Ul-Bergen (Foto P. HANELT).

Biogeozön $6\,t \cdot ha^{-1}$, beim *Reaumuria*-Biogeozön $4{,}5\,t \cdot ha^{-1}$ und beim *Brachanthemum*-Biogeozön $2{,}4\,t \cdot ha^{-1}$. Die Produktion wurde nur beim ersten Biogeozön mit $4{,}4\,t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ bestimmt, wobei 85% auf die unterirdischen Teile entfielen.

Der Wasserhaushalt der Pflanzen wurde im trockenen Jahr 1970 mit sehr großen Schwankungen der Werte und in dem feuchten Jahr 1971 mit ausgeglicheneren Transpirationswerten untersucht (SVESHNIKOVA, BOBROVSKAYA und TSEND aus RODIN 1975):

Die Differenz zwischen maximaler und minimaler Transpirationsintensität war im trockenen Jahr 1970 etwa doppelt so hoch wie im feuchten Jahr 1971. Die Wasserversorgung war dabei in beiden Jahren relativ gut, wie man aus den relativ geringen Wasserdefiziten der Pflanzen ersieht. Dem scheinen die hohen Saugspannungswerte in bar (– Wasserpotential) zu widersprechen, aber diese dürften, wie fast immer unter ariden Bedingungen, zu hohe Werte ergeben (deshalb weggelassen).

Noch deutlicher ist das bei den sukkulenten

Tab. 6.1: Transpiration in $mg \cdot g^{-1}$ FG $\cdot h^{-1}$ sowie Wassergehalt und Wasserdefizite in % des Frischgewichts von Arten der nördlichen Gobi-Wüste

Arten	Jahr	Transpirationsintensität mittl.	max.	min.	Wassergehalt in % FG mittl.	max.	min.	Wasserdefizit
Reaumuria	1970	300–1045	1450	165	60,0–48	72,0	41,0	8,0–24,0
soongorica	1971	190–250	450	80	63,0–48	71,0	48,0	11,1–26,1
Zygophyllum	1970	130–260	640	100	80,0–75,4	86,0	65,0	5,0–18,0
xanthoxylon	1971	110–180	320	40	83,0–80,1	89,0	78,0	2,8– 5,8
Salsola passerina	1970	145–410	760	60	71,3–61,7	79,0	52,0	19,0–32,0
	1971	120–230	370	60	70,0–63,5	73,0	58,0	18,0–33,7
Brachanthemum	1970	200–490	680	120	59,5–51,6	68,0	48,0	15,0–27,0
gobicum	1971	150–300	380	40	70,1–64,2	73,0	62,0	12,3–17,7

Tab. 6.2: Transpiration in mg · g^{-1} FG · h^{-1} sowie Wassergehalt in % FG, Wasserdefizit in % der wassergesättigten Pflanzen und die Saugspannung in bar

Arten	Jahre	Transpiration			Wassergehalt			Wasserdefizit		Saugspannung	
		mittl.	max.	min.	mittl.	max.	min.	mittl.	max.		
Haloxylon ammodendron	1970	240–340	430	145	69–77	84	60	3,5	4,0	–	–
	1971	110–270	430	30	75–80	84	72	5,5	7,5	30	43
Nitraria sibirica	1970	260–620	960	160	75–82	89	60	9,5	14,0	20	80
	1971	140–460	740	60	76–82	89	73	8,2	11,0	25	30

Halophyten zu erkennen, die auf Sandböden wachsen und nur ganz geringe Wasserdefizite aufwiesen, aber wie Halophyten immer hohe Saugspannungen aufwiesen (Tabelle 6.2).

In denselben Jahren wurde auch die Photosynthese von Slemnev und Bold (s. Resources 1975) untersucht und zwar die potentielle Photosynthese nach der ^{14}C- und Manometermethode unter optimalen Außenbedingungen (erhöhte CO_2-Konzentration) und die Netto-Photosynthese am Standort (Titrations- oder Leitfähigkeitsmeßmethode). Die maximale Netto-Photosynthese war dabei 1,4–9,5 mal niedriger als die potentielle.

Für *Reaumuria* sind zwei Maxima der Photosynthese während der Vegetationszeit charakteristisch, eines während des vegetativen Wachstums und das zweite zur Zeit der Blütenbildung, bei *Salsola* ist nur ein Maximum während der Fruchtzeit und bei *Brachanthemum* eines zu Beginn der Blütenbildung.

Obgleich die Wasserverhältnisse in der Gobi sehr ungünstig sind, so läßt sich während der Vegetationszeit stets *eine positive Photosynthese feststellen* (Tabelle 6.3).

Diese Versuche wurden ergänzt durch die Untersuchungen von Arten der trockenen Steppen auf dem südlichen Gebirgsrücken Gurban-Saikhan in 1300 m NN in den Jahren 1970 und 1971. Im Sommer 1970 betrug die Regenmenge 18 mm, 1971 dagegen 62 mm. 1970 blühten von 19 Arten nur eine. Der Wassergehalt der Blätter war bei den Steppenelementen *(Stipa gobica, Artemisia frigida, Cleistogenes songorica)* 1970 bedeutend geringer, die Transpiration dagegen höher, bei *Stipa* im Mittel doppelt so hoch wie 1971. *Allium mongolica* entwickelte sich 1970 nicht, 1971 dagegen normal.

Die Phytomasse (oberirdisch) betrug 1970 infolge der Trockenheit nur 68 kg · ha^{-1}, 1971 dagegen 1979 kg · ha^{-1}. Die Hauptmenge der Phytomasse ist unterirdisch.

Im Boden wurden 32 Bakterienarten festgestellt, darunter 10 Arten von Actinomyceten, 3 Arten von *Azotobacter* und ein *Clostridium*. Die Insektenfauna ist relativ arm, die größte Rolle spielen die Tenebrioniden.

Von Nagetieren sind *Allactaga saltator* und *A. bullata* die häufigsten.

Im Rahmen der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition führten 1979 Mitarbeiter der Universität Halle geobotanisch-ökofaunistische Arbeiten am Südufer des Salzsees Orognur (1300 m NN, im Tal der Gobi-Seen) durch. Untersucht wurde ein 3800 m langer Transekt vom See bis zu den Vorbergen des Ich-Bugd

Tab. 6.3: Maximale Photosynthesewerte in mg CO_2 · g TG^{-1} · h^{-1} bei Pflanzen der nördlichen Gobi

Arten	1971		1970	
	potentielle Photosynthese	Netto-Photosynthese	potentielle Photosynthese	Netto-Photosynthese
Nitraria sibirica	63	14	64	20
Zygophyllum xanthoxylon	50	9	33	10
Brachanthemum gobicum	33	9	40	8
Haloxylon ammodendron	31	7	23	16
Reaumuria soongorica	29	7	25	11
Salsola passerina	16	8	13	6

(Gebirgszug des Gobi-Altai). Die Mikroklimatischen Messungen ergaben enge Zusammenhänge zwischen Vegetation und den Standortsverhältnissen vor allem dem Bodenwasserhaushalt. Auch die epigäische Entomofauna wies enge, gut abgegrenzte Aktivitäts- und Siedlungsräume auf. Die Tabellen und Kurven können in der deutschen Originalarbeit eingesehen werden (Hilbig, W. et al. 1983). Über weitere Untersuchungen berichtet Hilbig in Walter and Box (1983 S. 208–212). Stubbe und Dawaa (1983) führten Versuche zur Akklimatisation des Zentralasiatischen Bibers *(Castor fiber birulai)* in den weiten Auen der Westmongolei durch.

6.3 Peishan-Wüste

Als Peishan wird der südwestlichste Teil der Gobi-Wüste abgetrennt. Es handelt sich um einen Gebirgsrücken nordöstlich von An-hsi, der sich von Hsing-hsing-hsia bis zum Fluß Edsin-Gol über 500 km bei einer Breite von 200 km erstreckt. Die Nordgrenze wird durch die tektonische Depression von Hami zum Gashun-Nur gebildet (Abb. 6.3.1).

Über das Klima gibt das Klimadiagramm von Hsing-hsing-hsia Auskunft (Abb. 6.0.2). Im Winter herrscht das sibirisch-mongolische Hoch, im Sommer wirken sich die ostasiatischen Störungen nicht mehr aus. Regen bringen westliche Staubstürme mit einzelnen Güssen, insgesamt 39–74 mm, aber in höheren Gebirgslagen etwa 500 mm im Jahr. Die potentielle Verdunstung in An-hsi ist 60mal höher als der Jahresniederschlag. Die Temperaturextreme sind – 35° und 42 °C. Ein gewisser Abfluß erfolgt von der zentralen Höhe zur Peripherie, dabei sammelt sich das Grundwasser in seichten mit Schutt angefüllten Mulden und kann durch Brunnen erschlossen werden. An den Karawanenwegen findet man alle 100–200 km Wasserstellen. Doch am Hangfuß versickert das Wasser im Schutt, so daß die Niederungen wasserlos sind.

Auf den höchsten Gipfeln (2800 m NN) wurden mit dem Fernglas eine Steppen-Strauchstufe mit *Stipa, Amygdalus, Rosa, Spiraea, Rhamnus* und sogar eine Fichten-Birken-Waldstufe, wohl mit der zentralasiatischen *Picea asperata* festgestellt. Die nächsten Gebirgswälder im Nanshan sind 350–400 km entfernt, die im östlichen Tyen Shan mit *Picea schrenkiana* etwa 300 km. Sonst sind die Hänge mit einer Steinwüsten-Strauchvegetation bedeckt, an feuchten Stellen mit Halophyten. Am Fuß des Gebirges sind trockene, sandige Kieswüsten verbreitet, oft mit nur 1% Vegetationsdeckung, oder Sandwüsten mit *Hedysarum – Caragana-, Psammochloa*-Arten oder zahlreiche kleine Haufendünen (Nebka-Landschaft) mit *Nitraria schoberi*.

6.4 Das Tarimbecken mit der Takla-Makan-Wüste

Das Tarimbecken (Abb. 6.0.1, 18) liegt zwischen den gewaltigen Gebirgen des Östlichen Tyen Shan (16, 15, 19) im Norden und dem Kuenlun (17) im Süden, der im Westen vom Hochgebiet des Pamir abgeht. Das Becken ist 1300 km lang und 500 km breit. Es liegt im W bei 1300–1400 m NN und fällt im Osten in die Lop-Nor-Senke auf 780 m NN ab. Im Pleistozän wurde es mit 400–500 m mächtigen Verwitterungssedimenten hauptsächlich aus dem wasserreichen Kuenlun ausgefüllt und in der Mitte durch äolische Sande überdeckt; diese bilden die Sandwüste Takla Makan mit bis zu 300 m hohen Dünen

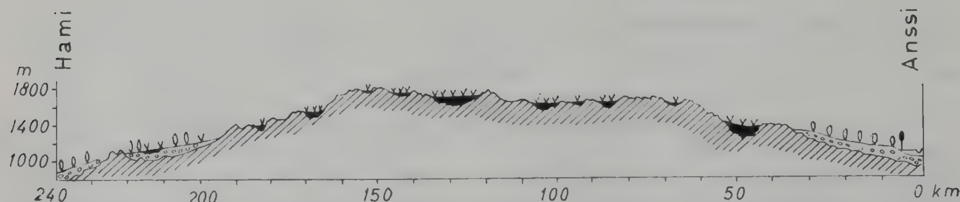


Abb. 6.3.1: Profil durch die Peishan-Wüste von NW (Hami) nach SE (An-hsi = Anssi). Schwarz = Beckenlandschaften mit Schutt ausgefüllt und mit einer Zwergstrauchvegetation, stellenweise Grundwasser nahe an der Oberfläche (Brunnen und Siedlungen); schraffiert = anstehende alte Gesteinsschichten, Hamada-ähnlich mit sehr spärlicher Vegetation (Wasser nur in Klüften); am Gebirgsfluß fast ebene Flächen mit trockenen Flußbetten und entlang von diesen etwas reichere Strauchvegetation (Grundwasser sehr tief). Nach Petrov (1966/67).

oder Sandrücken (Abb. 6.4.1). Nur die Randgebiete blieben frei. Im Süden werden sie von den Flüssen aus dem Kuenlun durchschnitten, die große Schuttkegel am Gebirgsfuß ablagerten. Ihr Wasser versickert in der Sandwüste, nur der Khotan-Fluß teilt die westlichen Sandgebiete (Abb. 6.4.2, 2 und 3) von der eigentlichen Takla Makan (1) ab. Am Gebirgsfuß im Süden liegt die große Oasenstadt Khotan (= Hotien).

Im Norden von der Takla Makan ziehen sich am Fuße des Tyen Shan die riesigen Auen des Tarim-Flusses entlang.

Den Oberlauf des Tarim bilden der Yarkand, dessen Quellgebiet im Kuenlun-Pamir-Gebiet liegt; er durchschneidet den westlichsten Teil des Sandbeckens, erhält den Zufluß Kyzyl-Su, an dem die Oase Kashgar liegt, und vereinigt sich mit dem Aksu, der von den Schmelzwässern des Tyen Shan gespeist wird. Nach dieser Vereinigung wird der Fluß als Tarim bezeichnet; weiter abwärts erreichen ihn nur noch wenige Zuflüsse, denn die Südabdachung des Tyen Shan ist trocken. Die Gesamtlänge des Flusses beträgt 2000 km, die Breite des Tarim 80–100 m und die Tiefe 10 m. Bei Hochwasser führt er 1300–2400 $m^3 \cdot sec^{-1}$ und überschwemmt eine große Auenfläche. Diese vergrößert sich ständig, weil der Fluß sein Bett dauernd nach rechts gegen die Takla Makan verlagert, wobei ein Teil des Wassers in die Sandwüste versickert

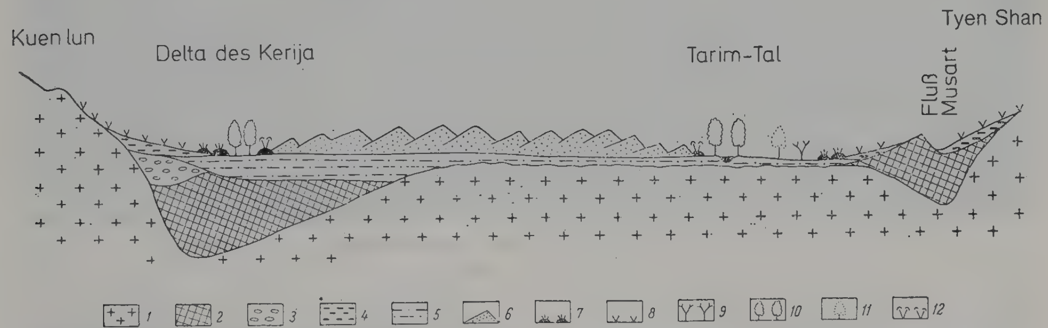


Abb. 6.4.1: Schematisches meridionales Profil durch das Tarimbecken längs des 82°E: 1 Vormesozoische Gesteine, 2 mesozoische Schichten, 3 alte und 4 junge Hangfußablagerungen, 5 alluviale Seeablagerungen, 6 Barchane der Takla-Makan, 7 Haufendünen (bewachsene), 8 Zwergstrauchgesellschaften der sandig-kiesigen Gobi-Flächen, 9 Bestände des Schwarzen Saksaul, 10 Auenwälder mit *Populus* und *Elaeagnus*, 11 absterbende Auenwälder, 12 Bestände aus *Tamarix* und strauchigen Halophyten (nach PETROV 1966/67).

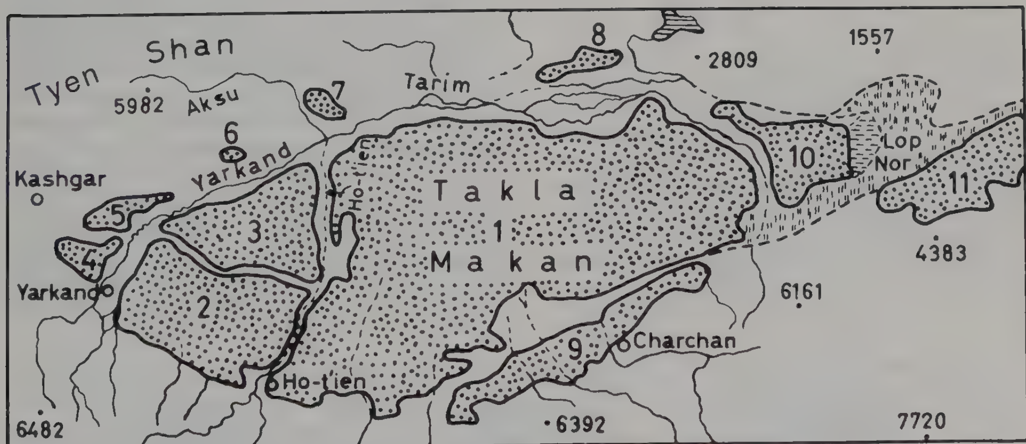


Abb. 6.4.2.: Kartenskizze des Tarimbeckens (aus PETROV 1966/67). Punktiert die verschiedenen Sandgebiete: 1 Takla-Makan, 2 Belkum und 3 Taghkum (durch den Khotan-Fluß von der Takla-Makan abgetrennt), 4 Yangishahr, 5 Faizabad, 6 Tum Stak, 7 Ak Su, 8 Chiglyk, 9 Kum Katti, 10 Lop Nor, 11 Kum Tagh. --- frühere Grenze des Lop Nor, der zur Zeit ganz ausgetrocknet ist. Höhenangaben der Gipfel des Tyen Shan-Gebirges im Norden und des Kun Lun im Süden. Ho-tien = Khotan.

(Abb. 6.4.3). Schließlich endet er, sich in der Lop Nor Senke ausbreitend und bildete dort zeitweise einen See, der jedoch austrocknete, so daß nur eine riesige Takyrfläche übrig blieb. Die Takla Makan ist klimatisch die extremste Wüste Zentralasiens, wie die Klimadiagramme der Stationen am Südrand zeigen (Abb. 6.4.4). Der östliche Teil (Tschertschen = Charchan) ist praktisch regenlos bei einer potentiellen Verdunstung von 2500–3000 mm im Jahr. Die Temperaturmittel des Jahres sind 9–12 °C, des Juli 24–27 °C, des Januar – 6 bis – 10 °C mit einem absoluten Minimum von – 27 °C; denn das Bekken ist nach Osten für Windaustausch geöffnet, so daß die kalten sibirisch-mongolischen Luftmassen im Winter einfließen können. Das Temperaturmaximum liegt demgegenüber bei 40 °C, die Luftfeuchtigkeit im Juli beträgt oft nur 2–3%, ist also kaum mehr meßbar. Trotzdem ist die Strahlung wegen der stauberfüllten Luft nicht sehr hoch. *Die Staubnebel halten oft wochenlang, ja monatelang an* und reichen bis 4500 m NN hinauf. Die Sicht ist meist unter 1–1,5 km, oft nur 50–100 m. Bei den vorherrschenden Winden aus östlicher Richtung wird dieser Staub an den Hängen im Westen bei Kashgar als Löß abgelagert.

Ungeachtet des trockenen Klimas ist die Takla Makan infolge der vielen Zuflüsse aus den Gebirgen eine Wüste, die auf «Wasser schwimmt».

Der Grundwasserspiegel liegt in den Dünentälern selbst im zentralen Teil nur in 1–2 m Tiefe. Aber das Wasser ist brackig und der Salzgehalt nimmt nach Osten ständig zu. Infolgedessen ist die Durchquerung wegen Trinkwassermangels ein enormes Risiko. «Takla-Makan» bedeutet «aus der du nicht heimkommst». Selbst Sven Hedin ist beim Durchquerungsversuch mit knapper Not dem Tode entronnen.

Die Vegetationsgliederung des Beckens zeigt das schematische Querprofil auf (Abb. 6.4.1)

Die Auenwälder des Tarim-Flusses entsprechen ganz denen Mittelasiens (vgl. p. 292) mit *Populus diversifolia* (Abb. 6.4.5) und den üblichen Begleitarten, aber z. T. auch mit zentralasiatischen Elementen *(Hippophaë, Myricaria)*. Die zum Tarim-Becken abfallenden Hänge des östlichen Tyen Shan sind wüstenhaft mit nur wenigen niedrigen Sträuchern. Die Hochlagen der einzelnen Gebirgsrücken und die Höhenstufen sind jedoch in Abhängigkeit von der Exposition und der Lage zu den vorherrschenden Winden ebenso verschieden wie in Mittelasien (Abb. 6.4.6). Es tritt auch hier in günstigen Lagen des Ili-Gebirges (Nord-Singkiang) eine Laubwaldstufe auf mit Wildobst, mit Äpfeln (*Malus sieversii*), auch Aprikosen *(Armeniaca vulgaris)*, seltener Walnuß *(Juglans regia)* auf.

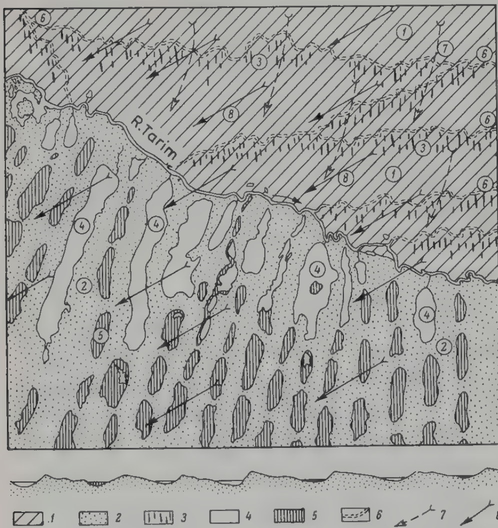


Abb. 6.4.3: Nordöstliche Ecke der Takla-Makan auf dem rechten Ufer des Tarim (nach Sven Hedin aus Petrov 1966/67). 1 Auenwald im Tarimtal, 2 Dünensand der Takla-Makan, 3 Sandrücken im Bereich früherer Altwässer auf dem linken Flußufer, 4 Seen zwischen den Dünen, 5 trockene Dünentäler, 6 frühere Flußbetten des Tarim, 7 Richtung der Verlagerung des Flußlaufs, 8 Richtung der vorherrschenden Winde. Unten: Profil durch das Randgebiet der Takla-Makan.

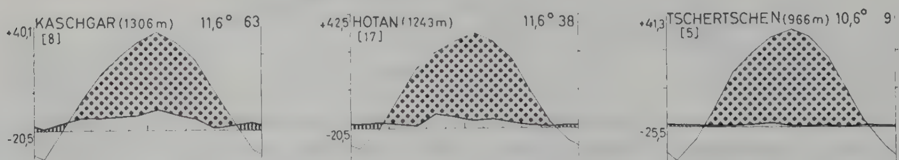


Abb. 6.4.4: Klimadiagramme von Kashgar (nahe an Pamirgrenze), von Khotan (Hotan, Hotien) – große Oase am gleichnamigen Fluß – und Charchan (Tschertschen) östlicher.



Abb. 6.4.5: *Populus diversifolia* in der Aue des Tarimflusses (Foto M. P. Petrov).

Chang (1975) hat sich mit den Apfelwäldern beschäftigt. Sie sind an eine Höhenlage unterhalb der Nadelwaldstufe *(Picea schrenkiana)* gebunden mit Temperatur-Inversion im Winter. Das Januarmittel beträgt in 1350–1500 m NN −3,7 °C, die Jahresniederschläge übertreffen stets 500 mm und in höheren Lagen 800 mm. Es handelt sich um ein topographisch bedingtes typisches nemorales Klima; auch die Böden auf glazialen Lößablagerungen entsprechen dem Typus von karbonatreichen dunklen Waldbraunerden.

Die Apfelbäume sind 8–12 m hoch, der Stamm verzweigt sich in 1–2 m Höhe und hat eine breite rundliche Form. Die Blüte ist Anfang Mai, die Fruchtreife im August–Oktober je nach Höhenlage. Die Blühreife wird im Alter von 8–13 Jahren erreicht, das Ertragsmaximum (über 90 kg pro Baum) im Alter von 50–80 Jahren, worauf der Baum altert. Die Frucht, die einen Durchmesser von 7–8 cm erreicht, schmeckt süß-säuerlich und leicht herb.

Man kann je nach Lage mehrere Bestandestypen unterscheiden:

Die typischen Bestände in 1200–1400 m Höhe gehören zur *Malus sieversii-Festuca gigantea*-Assoziation mit einem Kronenschluß von 50–70% und einem üppigen Krautunterwuchs (außer *Festuca* und *Dactylis*

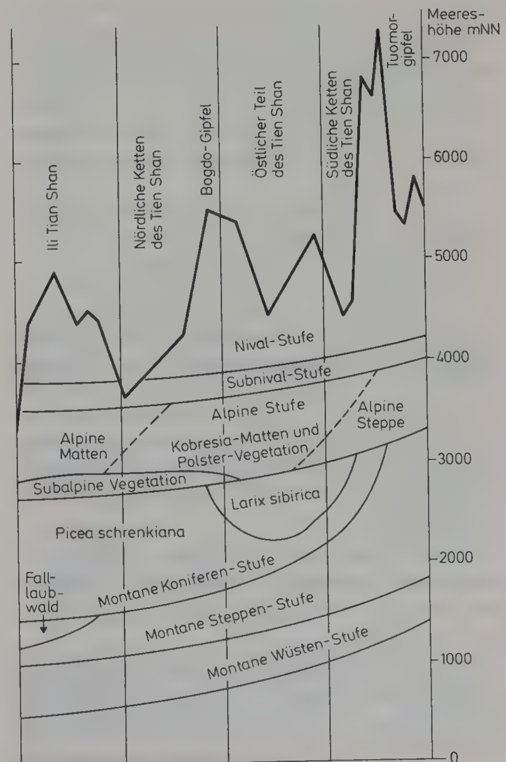


Abb. 6.4.6: Höhenstufengliederung im östlichen Tyen Shan (nach Chang 1984).



Abb. 6.4.7: Blick über den dichten *Picea schrenkiana*-Wald am See Bogdo-ola (1800–2800 m NN) im östlichen Tyen Shan. Im Hintergrund das Bogdo-ola Massiv, 6400 m NN (Foto W. Haude).

glomerata (in etwas höheren Lagen *Brachypodium sylvaticam, B. pinnatum*) sowie *Geum urbanum, Agrimonia pilosa, Lamium album, Aegopodium podagraria, Galium aparine,* wenn feuchter und schattiger viel *Impatiens brachycentra.*

Werden diese Wälder gerodet, so bilden sich üppige Wiesen (vgl. p. 279). Hört die Mahd auf, so regenerieren sich die Wälder.

In höheren Lagen tritt *Populus tremula* auf und es vollzieht sich der Übergang zu der Nadelwaldstufe mit *Picea,* im östlichen Teil sogar *Larix sibirica.*

In tieferen Lagen wächst die Aprikose, die mehr Trockenheit verträgt. Sie bildet den Übergang zu den Gebirgssteppen der tieferen Lagen, wächst jedoch selten in größeren Beständen. *Juglans* verlangt mehr Feuchtigkeit und ist weniger winterhart, spielt deshalb keine größere Rolle. Diese Wildobstarten sind Tertiär-Relikte und wiesen in vorpleistozäner Zeit Beziehungen zu den temperierten Wäldern der südwestlichen chinesischen Gebirge auf, bevor die großen Gebirgsfaltungen einsetzten.

Die südlichen Gebirgsrücken (Abb. 6.4.6, ganz rechts) sind sehr trocken, Waldstufen fehlen, während der östliche Tyen Shan bewaldet ist (Abb. 6.4.7).

Im Osten am Südhang liegt die große Oasenstadt Turfan in einem Grabenbruch unter dem Meeresspiegel (bei − 154 m NN). Sie war im Mittelalter ein wichtiges Handelszentrum, wovon die Tempel- und Palastruinen in der Umgebung zeugen. Die berühmte Seidenstraße von China über An-hsi-Hami nach Mittelasien umging die Takla Makan-Wüste nördlich über die Oasen Turfan und Kocha nach Kashgar, oder südlich über die Oasen Chanchan – Kotan – Yarkand nach Kashgar und führte von dort weiter über die Hochgebirge nördlich von Pamir hinüber ins Fergana-Becken. Vom Kultur- und Handelszentrum Kashgar verläuft heute noch eine jetzt mit Autos befahrbare Hochgebirgsstraße nach Indien.

6.5 Kansu-Korridor oder Korridor Hessi (Hexi)

Unter Hessi versteht man den asymmetrischen Graben, der aus einer Kette von schmalen Senken besteht (vgl. Abb. 6.5.1). Sie ziehen sich über eine Länge von 1000 km am Nordfuß des Altyntag und Nanschan entlang und werden im Norden durch niedrigere Bergrücken (über 2000 m NN) von der Wüste Alaschan abgetrennt. Die Breite des Korridors beträgt südlich An-hsi 100 km, verschmälert sich jedoch weiter östlich bis auf 20 km. Die Grabensohle steigt von

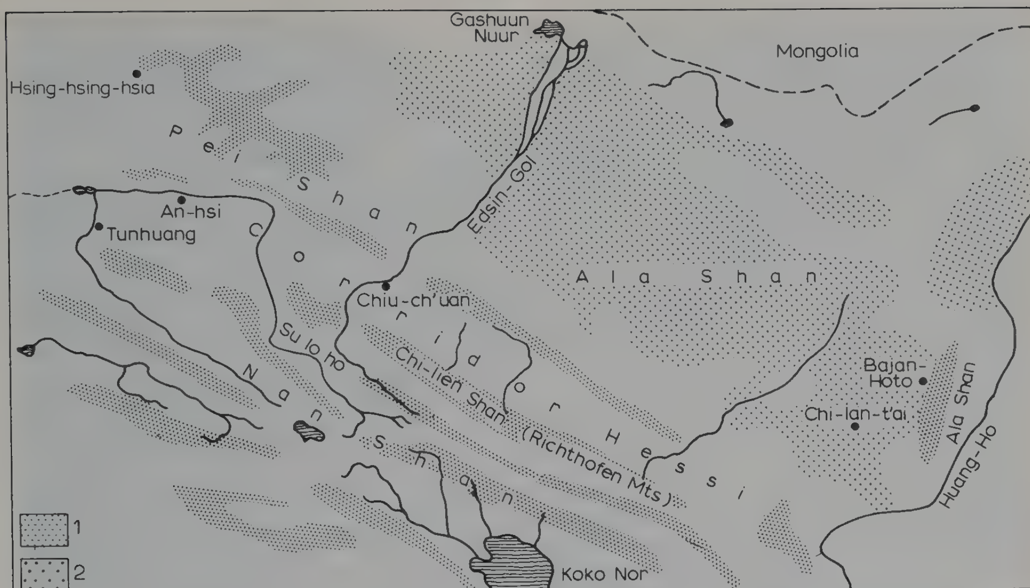


Abb. 6.5.1: Kartenskizze zur Lage des Korridors Hessi (= Kansu) zwischen dem Nanshan-Gebirge, dessen nördlichster Rücken das Richthofen-Gebirge ist, im Süden und den Wüsten Pei Shan und Ala Shan im Norden, im Osten das meridional verlaufende Ala Shan-Gebirge vor dem Fluß Huang Ho. Nach Osten öffnet sich der Korridor in die Lop Nor-Senke. Graugetönt = Gebirgszüge, punktiert = vorwiegend Sandwüsten (nach M. P. Petrov 1966/67).

800 m NN im Westen bis auf 1500 m NN im Osten in die Alaschan-Wüste übergehend (Abb. 6.5.1).

Eine Reihe von Flüssen, die im Nanschan-Gebirge entspringen, bilden die Grundlage für die Oasen im Korridor. Der größte Fluß, an dem An-hsi liegt, ist der Suloho; ihm wird so viel Wasser für die Bewässerung der Kulturen entnommen, daß sein Unterlauf heute nur noch aus einer Reihe von Salzseen besteht und er den Lop-Nor nicht mehr erreicht.

Infolge der langen Erstreckung von Westen nach Osten ändert sich das Klima im Hessi-Korridor beträchtlich. Man kann hier den Übergang vom Wüstenklima der Lop-Nor-Senke zu dem Steppenklima bei Lanchou (Innere Mongolei) beobachten (Abb. 6.5.2). Die Niederschläge nehmen von 45 mm auf über 100 mm zu, zugleich sinkt die Temperatur mit zunehmender Höhenlage in östlicher Richtung: Jahresmittel 10,9–7,9, für Januar – 6,3 bis – 8,9, für Juli 26,1–22,4 °C. Die potentielle Verdunstung beträgt in An-hsi 3200 mm.

Was die Vegetation anbelangt, so unterscheidet man am Nordabfall des Nanschan (Richthofen-Gebirge) eine Reihe von Höhenstufen: 1. beginnend mit den Oasen in 1500 m NN, 2. darüber die sandige Kieswüste am Fuße der Berghänge (1500–2000 m), 3. die trockene Bergsteppe der Vorberge (2000–2300 m), 4. die Strauchsteppe (2300–2500 m), 5. die Fichten-

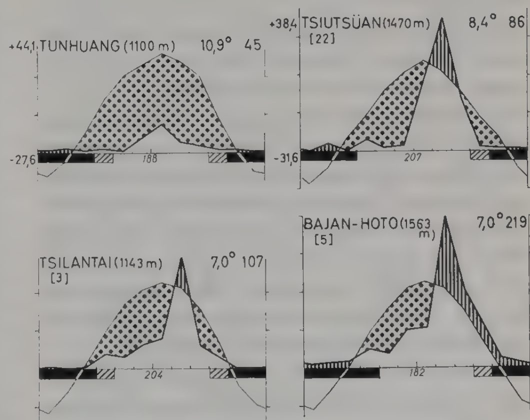


Abb. 6.5.2: Klimadiagramme der Stationen aus dem Hessi-Korridor (Lage auf Abb. 6.5.1): Tunhuang (im Westen), Chu-chüan = Tsiutsüan (in der Mitte), Chi-lan-tai = Tsilantai und Bajan-Hoto (im Osten vor dem Ala Shan-Gebirge).

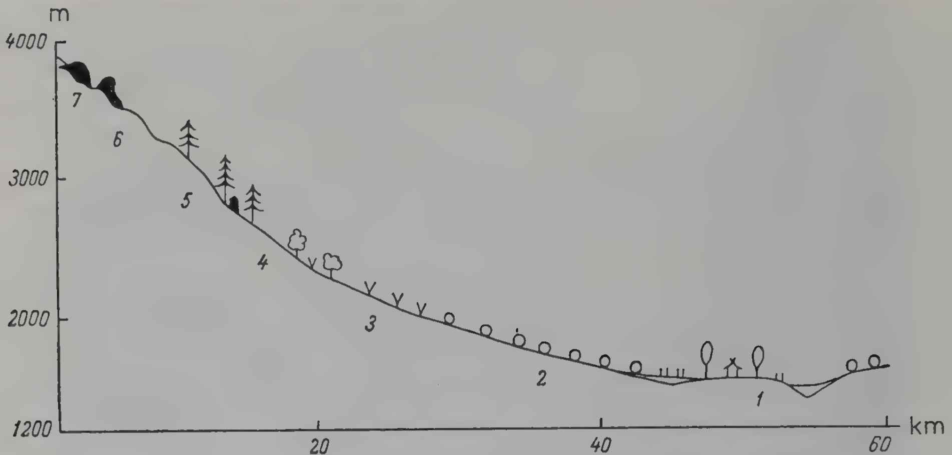


Abb. 6.5.3: Höhenstufen am Nordhang des östlichen Nanschan (nach PETROV 1966/67): 1 Zentrale Depression im Korridor Hessi mit dem Fluß Heihe (Sumpfwiesen und Oasen), 2 sandig-kiesige Zwergstrauch-Wüste auf Syero- und Burozem am Hangfuß, 3 krautreiche Grassteppen der hohen Vorberge auf skelettreichem Chernozem, 4 Komplexe aus lichten Gebüschen und Gebirgssteppen auf braunen Böden, 5 Waldwiesen-Stufe mit *Picea*-Waldinseln an Nordhängen und Waldwiesen an Südhängen auf dunkelbraunen kalkreichen Böden, 6 subalpine Wiesen und 7 alpine Wiesen.

wälder mit Waldwiesen (2500–3200 m), 6. die Gebirgswiesensteppen (3200–3500 m), 7. die alpinen Wiesen (3500–3600 m) bis 8. zur nivalen Stufe (Abb. 6.5.3).

1. In den tiefsten Lagen des Grabens, die zu einem großen Teil intensiv oder extensiv genutztes Kulturland sind, findet man um die Oasen halophile Wiesen mit *Schoenoplectus tabernaemontani, Bolboschoenus affinis, Triglochin palustre* und vielen *Carex* spp. oder auf Solonchak *Halocnemum, Halostachys belangeriana, Kalidium foliatum, Tamarix laxa,* bzw. *Haloxylon ammodendron* und *Nitraria schoberi.*

2. Auf den schwach geneigten sandigen Kiesflächen wachsen neben den üblichen mongolischen Straucharten *Stipa glareosa* und *Artemisia capillaris;* auf den Sandflächen herrschen vor: *Caragana korshinskii, Hedysarum scoparium, Artemisia sphaerocephala, Psammochloa villosa, Pugionium cornutum;* auf beweglichen Sanden *Calligonum mongolicum, C. zeidamense* und *Aristida pennata* (LAVRENKO 1966).

3. Für die trockene Bergsteppe sind bezeichnend *Stipa bungeana, S. breviflora, Agropyrum* spp., *Aneurolepidium dasystachys, Amygdalus mongolica, Dasiphora fruticosa* s. l., *Ephedra equisetina, Zygophyllum xanthoxylon* u. a. Die Deckung kann 60–70% erreichen.

4. Noch üppiger entwickelt ist die Strauchsteppe mit 100% Deckung an feuchteren Stellen. Zwischen den Sträuchern *(Cotoneaster, Lonicera, Rhamnus, Rosa, Berberis, Dasiphora (Potentilla), Spiraea, Clematis)* sind Steppengesellschaften aus *Stipa*-Arten und anderen Gräsern eingestreut mit schön blühenden Kräutern wie *Adonis, Pedicularis, Oxytropis, Torularia* (Cruc.), *Stellaria* u. a.

5. Sehr artenreich ist die Stufe der Fichtenwälder. *Picea asperata,* die der *P. schrenkiana* nahesteht, ist ein 40 m Höhe erreichender Baum mit einem Stammdurchmesser bis 1 m. Im östlichen Nanschan, wo die Niederschläge 1000 mm ausmachen, können die Wälder vor allem an Nordhängen geschlossen sein (Abb. 6.5.4). An Südhängen wachsen meist nur xerophilere Sträucher wie *Dasiphora fruticosa, Rosa omeiensis* und *Caragana*-Arten. Als Unterwuchs in lichten Fichtenwäldern findet man viele Sträucher: Außer den für die Strauchsteppe genannten auch *Sorbus, Juniperus* und *Salix.* An offenen Stellen fallen auf: *Lilium tenuifolium, Iris ensata, Thalictrum*- und *Galium*-Arten. Auf Waldschlägen kommt *Populus davidiana* (aff. *P. tremula*) hoch. Waldparzellen wechseln häufig mit Wiesen ab.

Im westlichen Nanschan-Gebirge fällt diese Wald-Wiesen-Höhenstufe infolge der größeren Trockenheit aus.



Abb. 6.5.4: Östliches Nanshan-Gebirge mit *Picea asperata*-Wald an Nordhängen, oben in subalpine Gebüsche und Wiesen übergehend (Foto M. P. PETROV).

6.6 Alashan-Wüste

Dieses Wüstengebiet liegt zwischen den Flüssen Edsingol, der in den Gaschun-Nur mündet, und dem Huang-Ho (Abb. 6.5.1). Direkt westlich von letzterem erstreckt sich ein bis 3600 m hoher Gebirgszug als Alashan (Holoschan) bezeichnet. Im Süden grenzt das Gebiet an den Hessi-Korridor, durch den die Eisenbahn von Lanchou nach An-hsi führt. Vom Flugzeug erscheint das Gebiet als ein Komplex von großen Wanderdünen-Flächen mit dunklen Flecken der Saksaul-Bestände und kleiner Salzflächen oder aus weiten kiesigen Ebenen mit inselförmigen Erhebungen. Die äolischen Sande bedecken etwa 65% der Gesamtfläche; davon besteht die Hälfte aus beweglichem Sand (Barkhane), der z. T. auf menschliche Eingriffe zurückzuführen ist (Abb. 6.6.1).

Im Gegensatz zu Peischan ist Alaschan also überwiegend eine Sandwüste. Das Klima ist kontinental, im Sommer wirkt sich jedoch der ostasiatische Monsun voll aus; im Winter setzt sich aber das mongolisch-sibirische Hoch immer noch durch. Die Niederschläge sind im Westen 39–68 mm, steigen am Fuße des Alaschan-Gebirges im Osten jedoch auf 220 mm. Die potentielle Verdunstung liegt bei 2360–3790 mm. Auf Abb. 6.5.2 sind Klimadiagramme von 2 Stationen aus dem östlichen Teil abgebildet. In diesem Gebiet genügen die Niederschläge, um ein Zuwachsen der Sandböden zu ermöglichen; im Westen geschieht das nur bei hohem Grundwasserstand.

In den verbrackten Senken sind viele, aber nur kleine Salzseen vorhanden. In Sandgebieten findet man auch Süßwasserseen mit *Phragmites*. Einige Wasserbecken im zentralen Teil trocknen im Sommer aus; sie werden durch Grundwasser gespeist und haben ihren Hochstand im Winter, weil das Grundwasser, das im südlichen Randgebiet vom Gebirge aus im Sommer aufgefüllt wird, ein halbes Jahr braucht, bis es die entfernten Gebiete erreicht. Das Grundwasser bewegt sich dabei oft in alten Flußläufen, aber sehr langsam.

Wie stets speichern auch hier die unbewachsenen Sanddünen die Niederschläge, so daß sich ein Grundwasserhorizont bildet, der in Dünentälern an die Oberfläche treten kann und dann eine Trinkwasserversorgung ermöglicht.

Die Vegetation dieser Wüste ist ziemlich verschiedenartig und schon artenreicher; sie besteht aus typisch mongolisch-zentralasiatischen



Abb. 6.6.1: Wanderdünen im Ala Shan-Gebiet (Foto M. P. Petrov).

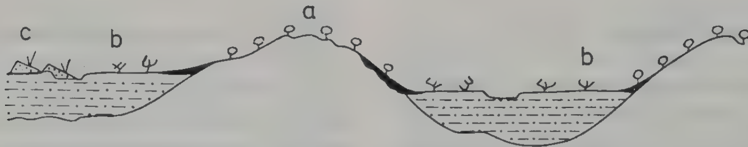


Abb. 6.6.2: Vegetationsgliederung in der Rumpfgebirgslandschaft des Ala Shan (nach Petrov 1966/67). a = Zwergstrauchvegetation auf den Inselbergen, b = *Reaumuria-Artemisia*-Biogeozöne der Talebenen, c = offene Psammophyten-Biogeozöne der beweglichen oder halb zugewachsenen Sande.

Geoelementen, wie es folgende Bestandesaufnahmen zeigen:

Vegetation der inselförmigen steinigen Erhebungen (9 Bestandesaufnahmen, Artenzahl 12–23, Deckung gering; vgl. Abb. 6.6.2).

Sträucher: *Zygophyllum xanthoxylon, Nitraria sphaerocarpa, N. sibirica, Caragana stenophylla, C. tragacanthoides, Ephedra przewalskii, E. equisetina, Haloxylon ammodendron, Atraphaxis* sp., *Convolvulus fruticosus, C. tragacanthoides, Calligonum mongolicum, Gymnocarpos przewalskii, Potaninia mongolica, Ammopiptanthus mongolicus, Lespedeza dahurica.*

Halbsträucher: *Reaumuria soongorica, R. trigyna, Artemisia frigida, Salsola laricifolia, S. passerina, Anabasis brevifolia, Sympegma regelii, Eurotia ceratoides, Caryopteris mongolica, Asterothamnus centraliasiaticus, Clematis songarica.*

Perenne Kräuter: *Stipa gobica, S. breviflora, Cleistogenes mutica, Pennisetum flaccidum, Carex duriuscula, Iris ensata, Asparagus gobicus, Allium mongolicum, Rheum nanum, Oxytropis aciphylla, Astragalus melilotoides, A.* sp., *Zygophyllum mucronatum, Arnebia saxatilis, Limonium aureum, L. bicolor, Artemisia* sp., *Aster altaicus, Jurinea* sp., *Scorzonera divaricata, S. pseudodivaricata, Tanacetum fruticulosum, Echinops gmelini, Ixeris chinensis.*

Ähnlich ist die Pflanzendecke auf den vorgelagerten sandig-kiesigen Flächen mit vorherrschender *Reaumuria* und reichlicher *Stipa gobi-*

ca. Für die ausgedehnten sandigen Depressionen ist der Saksaul typisch:

Haloxylon ammodendron-Bestände (5 Aufnahmen, Artenzahl 3–9, Deckung bis 50%) in Senken, oft zwischen Dünen:

Sträucher: 2 *Haloxylon ammodendron*, 1–2 *Nitraria schoberi*, 1 *Oxytropis aciphylla*, + *Caragana stenophylla*, + *Zygophyllum xanthoxylon*, + *Kalidium foliatum.*

Halbsträucher: + *Artemisia frigida*, + *Potaninia mongolica*, + *Reaumuria soongorica.*

Perenne Kräuter: + *Peganum nigellastrum, Cleistogenes mutica, Stipa gobica, Saussurea salsa, Corispermum mongolicum.*

Steht das Grundwasser höher, dann treten auf Solonchak Halophyten wie *Kalidium* auf und *Nitraria* wächst auf angewehten Sandhaufen:

Vegetation der Solonchakböden (2 Aufnahmen, Artenzahl 4–5):

Sträucher: *Nitraria schoberi, N. sibirica, Lycium turcomanicum, Kalidium gracile, K. foliatum.*

Perenne Kräuter: *Lasiagrostis splendens, Glaux maritima.*

Annuelle Kräuter: *Salicornia herbacea, Suaeda przewalskii, S. glauca.*

Auf halophilen Wiesen kommen hinzu: *Phragmites communis, Iris ensata, Tournefortia sibirica, Glycyrrhiza uralensis, Periploca graeca, Cynomorium coccineum, Triglochin palustre, Cynanchum sibiricum, Taraxacum chinense, Potentilla anserina, Thermopsis lanceolata, Puccinellia distans.*

Am verbreitetsten ist jedoch die Psammophytenvegetation auf noch beweglichen und unbeweglichen Sandflächen. Die Barkhane sind völlig vegetationslos.

Vegetation der Dünen und der bewachsenen Sandflächen (13 Aufnahmen, Artenzahl 3–8):

Sträucher: *Caragana korshinskii, C. microphylla, Hedysarum mongolicum, H. scoparium, Nitraria schoberi, Atraphaxis frutescens, Calligonum mongolicum.*

Halbsträucher: *Artemisia ordosica, A. sphaerocephala.*

Perenne Kräuter: *Psammochloa villosa, Phragmites communis, Arnebia saxatilis, Stilpnolepis centifolia, Sophora alopecuroides, Orobanche* sp.

Annuelle: *Pugionium cornutum, P. dolabratum, Agriophyllum arenarium, Corispermum mongolicum, Artemisia anethifolia, Astragalus* sp.

Die Verteilung der verschiedenen Gesellschaften in Abhängigkeit vom Relief zeigt Abb. 6.6.3.

Die Psammophyten Zentralasiens unterscheiden sich von denen Mittelasiens durch einen späten Beginn der Vegetationsentwicklung, der durch das trockene Frühjahr bedingt wird, ebenso wie durch ein flacheres Wurzelsystem in dem durch die Sommerregen befeuchteten oberen 1 m des Bodens. Die Deckung auf unbeweglichem Sand kann 40–60% betragen. Der häufigste Baum der Alaschan-Wüste ist *Ulmus pumila*, von dem einzelne Exemplare oder Gruppen auf grundwassernahen Standorten stehen; man sieht sie deshalb in der Nähe von Brunnen oder Quellen. Alte Bäume erreichen einen Durchmesser von 60 cm, sie zeigen oft frühere Auen an (Abb. 6.6.4). *Populus diversifolia* ist im südlichen Teil des Gebiets häufig anzutreffen, zuweilen auch in Dünentälern.

Das über 3000 m NN hohe Alaschan-Gebirge ganz im Osten des Gebietes verläuft von N nach S quer zu den östlichen Monsunwinden und erhält deshalb höhere Niederschläge; aus diesem Grunde sind die Höhenstufen besser ausgeprägt als im Nanschan-Gebirge.

Petrov gibt folgende Gliederung der Vegetation an:

Höhenstufen im nördlichen Alaschan-Gebirge:

1500–1600 m: Ebene des Vorlandes: *Reaumuria soongorica-Artemisia*-Ges. mit *Stipa glareosa, Allium mongolicum* u. a.

1600–1900 m: Gebirgssteppe der Vorberge mit *Stipa brevifolia, Caragana* spp., *Ephedra, Atraphaxis, Allium mongolicum* u. a.

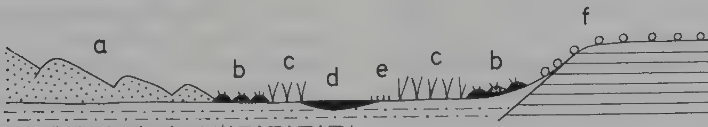


Abb. 6.6.3: Brackige Niederung in der Ala Shan-Wüste (nach Petrov 1966/67): a = Psammophyten im Barkhanen-Gebiet, b = *Nitraria schoberi*-Haufendünen, c = *Lasiagrostis splendens*-Bestände, d = See mit Schilfröhricht, e = *Kalidium*-Bestände, f = sandig-kiesige Ebene mit psammophilen Zwergsträuchern.



Abb. 6.6.4: Einzelne *Ulmus pumila*-Bäume (vorne und links hinten zeigen frühere Flußläufe an, in denen Grundwasser fließt (Foto M. P. PETROV).

1900–2500 m: Strauchstufe mit Krautsteppen: *Lonicera* sp., *Rosa* sp., *Rhamnus erythroxylon, Potentilla fruticosa, Ephedra equisetina, Cotoneaster* sp., *Spiraea trilobata, Ziziphus jujuba,* in Schluchten einzelne *Ulmus glaucescens.*

2500–3000 m: Fichten-Kiefernwald (Kronenschluß 60–70%): *Picea asperata, Pinus tabulaeformis, Juniperus rigida, Lonicera* sp., *Rhamnus parvifolia, Euonymus nana, Cotoneaster* sp., *Ribes pulchellum* u. a. In trockenen Schluchten *Ostryopsis davidiana* und *Syringa oblata.* An offenen Stellen Hochstauden, wie *Valeriana officinalis, Thalictrum* sp., *Aquilegia* sp., *Astragalus* sp., *Sanguisorba* sp., u. a. An sonnigen Felshängen einzeln *Lilium tenuifolium, Rhaponticum uniflorum, Hedysarum* sp. Auf Waldschlägen geschlossene Espen-Birken *(Populus davidiana-Betula platyphylla)*-Bestände.

3000 m u. mehr: Subalpin-alpine Stufe: Einzelne *Caragana jubata, Spiraea trilobata, Dasiphora (Potentilla) fruticosa, Salix*-Sräucher in Wiesen mit *Polygonum viviparum, Saussurea pygmaea, Dianthus* sp., *Ranunculus* sp., *Delphinium* sp. u. a.

6.7 Ordos-Wüste

Das Wüstengebiet Ordos (vgl. Abb. 6.0.1, 13) nimmt die nordwestliche Hälfte im großen Knie des Huang-Ho ein, während die südöstliche, durch die Große Mauer abgetrennte Lößebene schon ein trockenes Steppengebiet ist (Abb. 6.7.1). In der Wüste stehen vorwiegend Kreide- und Jurasandsteine an; durch ihre Verwitterungsprodukte haben sich weite Flächen von äolischen Sanden mit alluvialen Ablagerungen in den Depressionen gebildet. Die Größe des Gesamtgebietes beträgt 95 000 km², die Höhenlage schwankt zwischen 1150 und 1500 m NN; nur im Westen erheben sich die Arbisso-Berge mit steilem Relief bis auf 3015 m NN. Die stark zerfurchte Lößebene im Südosten liegt etwa 150–200 m über dem angrenzenden Ordosgebiet.

Insgesamt kann man 7 Landschaftseinheiten unterscheiden: 1. Das stark erodierte, aus alten Schichten aufgebaute Arbisso-Gebirge, 2. die Hochebene mit anstehenden schwach erodierten Kreide- und Jurasandsteinen und zerstreuten abflußlosen Senken mit Sodaverbrackung,

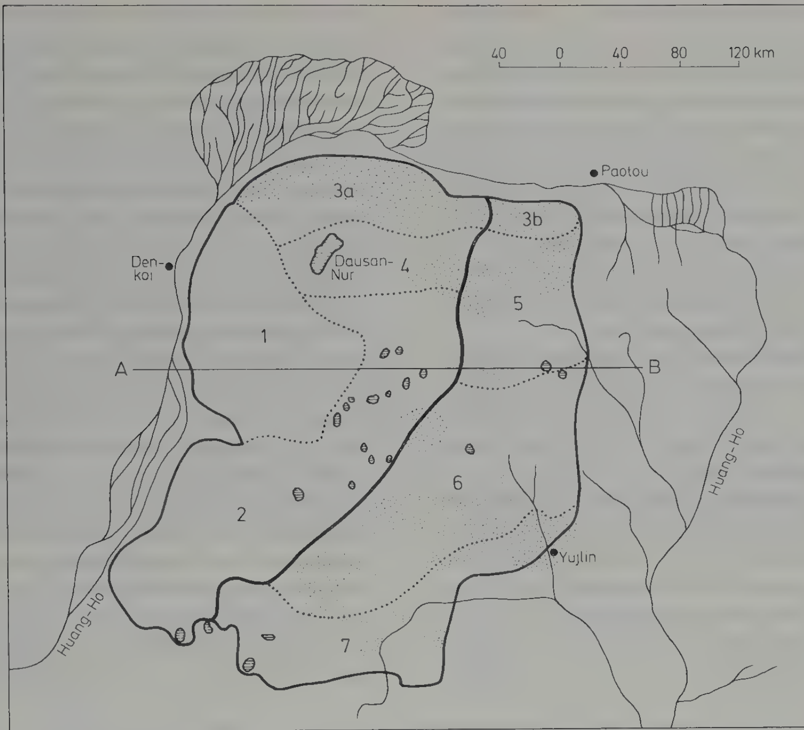


Abb. 6.7.1: Landschaftsgliederung vom Ordos-Gebiet: 1, 2, 3a und 4 = Wüste; 3b, 5, 6 und 7 = Wüstensteppen (nach PETROV 1966/67 verändert): 1 Arbisso-Gebirge, 2 erhöhter zentraler Ordos, 3 Sanddünengebiet, 4 sandig-brackige Niederung mit See Dausan, 5 sandig-kiesige Höhen, 6 Niederung mit Seen und Wiesen, 7 südöstliches Barkhanen-Gebiet. A–B Vegetationsprofil auf Abb. 6.7.3.

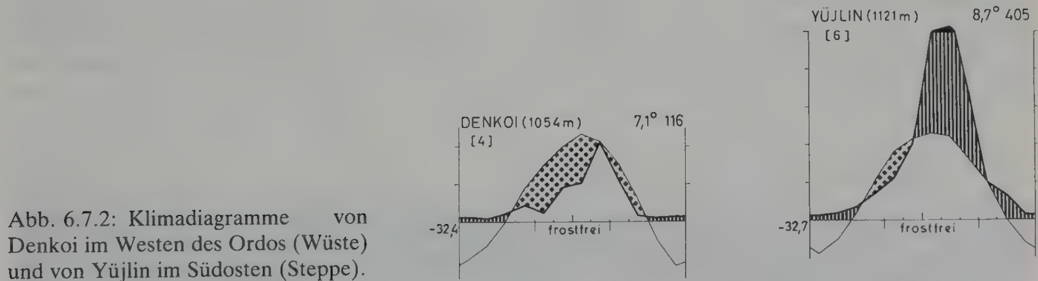


Abb. 6.7.2: Klimadiagramme von Denkoi im Westen des Ordos (Wüste) und von Yüjlin im Südosten (Steppe).

3. das nördliche Wanderdünengebiet, das bis zum breiten grünen Tal des Huang-Ho reicht, 4. das tiefere Becken um den See Dausan-Nur mit Chloridversalzung, 5. die nordöstliche erhöhte Ebene mit unbeweglichen Sanden über Kreideschichten, 6. die abflußlose Niederung mit schwach brackigen Seen oder mit Süßwasserbecken und etwa 20% bewachsenen Sandböden und 7. das südöstliche Wanderdünengebiet mit tief ins feste Gestein eingeschnittenen, ständig wasserführenden Flüssen; die beweglichen Sande sind hier zum größten Teil auf zu starke Beweidung zurückzuführen, sie speisen das Grundwasser mit den Überschüssen der Sommerregen, die dann durch die Flüsse abfließen.

Die Kontinentalität des Klimas verringert sich im Ordos deutlich von Westen nach Osten. Im Winter herrscht auch hier die trockene eisige Witterung vor, im Sommer bringt der Monsun im Osten schon so viel Regen (Yüjlin 405 mm), daß man nicht mehr von einer Wüste sprechen kann (Abb. 6.7.2).

Die verschiedene Verbrackung der Seen hängt weniger vom Klima, viel mehr von dem Salzgehalt der anstehenden Gesteine ab. Klima- und Bodenverhältnisse bestimmen die sehr verschiedenartige Vegetation des Ordos. Schematisch zeigt die Gliederung das W-E-Profil auf Abb. 6.7.3.

Dazu folgende ergänzende Angaben über die Artenzusammensetzung der Pflanzendecke:

1. In den Bergen findet man nur einzelne Pflanzen von *Amygdalus mongolica, Zygophyllum xanthoxylon, Reaumuria trigyna* u. a.
2. Auf den sandig-kiesigen Flächen wachsen neben *Reaumuria* und *Caragana* noch *Tetraena mongolica, Asparagus gobicus* und an sandigen Stellen *Ammopiptanthus mongolicus* und einige andere Arten.
3. Auf Haufensanden erreicht die Deckung 40–50%. Die Bestandesaufnahme ergab: 2 *Artemisia ordosica,* 1–2 *A. frigida,* 2 *Caragana microphylla* und *C. stenophylla,* 1 *Stipa glareosa,* 1 *Pycnostelma lateriflorum* (Ascl.), 2 *Carex duriuscula,* 1 *Allium mongolicum,* 1 *Peganum nigellastrum,* + *Lasiagrostis splendens,* + *Panzeria (Lycium) lanata.*
4. Die halophilen (schwache Sodaverbrackung) Wiesen bestehen aus *Carex*-Arten mit *Potentilla anserina, Silene repens, Anemone* sp., *Oxytropis glabra,* wobei auch eine *Orchis*-Art und eine *Spiranthes*-Art vorkommen; von anderen Stellen werden *Taraxacum chinense, Glaux maritima, Triglochin palustre, Saussurea glomerata, Suaeda prostrata, Heleocharis, Cyperus, Phragmites* u. a. genannt.
5. Die trockenen *Artemisia*-Steppen haben eine dichtere Pflanzendecke. Außer den genannten vorherrschenden Arten werden noch angeführt: 1 *Artemisia capillaris,* 1 *Salsola collina,* + *Cleistogenes mutica,* + *Scutellaria grandiflora,* + *Aster altaicus,* + *Thymus serpyllum* s. l., *Echinops gmelini* u. a. (Abb. 6.7.4).
6. In den Steppenwiesen kommen vor: 4 *Carex duriuscula* und *Aneurolepidium dasystachys* mit *Astragalus melilotoides.*
7. Calciphile Vegetation mit *Gypsophila, Euphorbia,* die Rutacee *Haplophyllum* u. a.

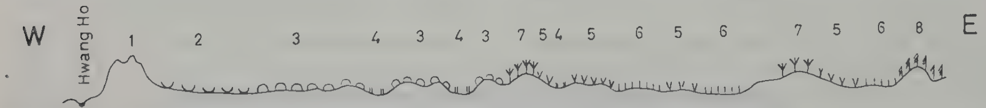


Abb. 6.7.3: Vegetationsprofil durch das Ordos-Gebiet (s. Abb. 6.7.1, A–B) südlich von dem großen Sandgebiet im Huang-Ho-Knie (nach Petrov). 1 Zwergstrauchwüste des Arbisso-Gebirges, 2 *Reaumuria soongorica-Caragana tragacanthoides-Stipa glareosa*-Halbwüste, 3 *Artemisia ordosica*-Halbwüste, 4 Hydrohalophyten-Gesellschaft, 5 Steppenbestände mit *Artemisia ordosica,* 6 Grassteppen, 7 calciphile Vegetation auf anstehendem Kreidesandstein mit karbonatreichen Böden *(Gypsophila, Euphorbia, Haplophyllum),* 8 Steppen des erodierten Lößplateaus.



Abb. 6.7.4: *Artemisia ordosica*-Halbwüste im Ordos (Foto M. P. Petrov).

8. Für die Steppen der Randgebiete auf der Lößhochebene werden genannt: 2 *Stipa grandis,* 2 *S. bungeana,* 1 *Agropyrum mongolicum,* 1 *Pappophorum boreale,* + *Cleistogenes mutica,* 1 *Artemisia frigida,* 1 *A. pectinata,* 1 *Thymus serpyllum* s. l., 1 *Oxytropis psammocharis,* + *Astragalus adsurgens,* + *Stellera chamaejasme,* + *Pycnostelma lateriflorum,* + *Euphorbia kansui.*

Die Vegetation auf Flugsanden ist sehr spärlich. Zu nennen wären die Sträucher *Hedysarum mongolicum, H. scoparium, Caragana microphylla, C. korshinskii* sowie andere Psammophyten *(Artemisia ordosica, A. sphaerocephala, Atraphaxis frutescens, Psammochloa villosa, Agriophyllum arenarium, Corispermum gmelini, Pugionium cornutum).* In Dünentälern findet man *Salix cheilophila, Hippophaë rhamnoides* mit *Typha, Phragmites, Calamagrostis epigeios* oder in kleinen Süßwasserseen *Scirpus maritimus, Trapa natans, Alisma plantago, Nymphoides peltata, Potamogeton pectinatus.*

Um Salzseen auf Solonchak wachsen die Halophyten *Kalidium gracile, K. foliatum, Nitraria tangutorum, Lasiagrostis splendens* u. a.

6.8 Das Tsaidam-Becken (Übergang zu Teil 7)

Dieses nimmt in Zentralasien eine Sonderstellung ein. Denn es bildet den Übergang von den bereits besprochenen Wüsten mit heißen Sommern zu den Wüsten der kalten Hochebenen Tibets und Pamirs. Die mittlere Höhe des Tsaidam-Beckens liegt etwa bei 3000 m NN, also rund 1500 m höher als die der mongolischen Hochebene, zugleich aber um etwa denselben Betrag tiefer als die von Tibet und Pamir.

Als «Tsaidam» werden in Zentralasien allgemein feuchte, meist verbrackte Senken (Salzsümpfe) bezeichnet. Das Tsaidam-Becken ist ein solches abflußloses, früheres Seebecken, etwa 600 km lang und 100–200 km breit (Abb. 6.0.1, 21–24), das orographisch zu Tibet gehört, aber floristisch und seiner Vegetation nach mehr zur mongolischen Provinz zu stellen ist.

Es handelt sich somit um eine *Übergangsstufe,* auch im Hinblick auf das Klima. Die mittleren Temperaturen sind für das Jahr 2,3–3 °C, die Julitemperatur erreicht 18 ° nicht mehr, die sehr geringen Niederschläge liegen um 13–26 mm. Die wüstenhaften Verhältnisse gehen aus dem Klimadiagramm von Golmo am südlichen Beckenrand hervor. Regenreicher ist die höher gelegene Station Tsagan-Us im Osten (Abb. 6.8.1).

Die Hebung von Tsaidam zusammen mit der Hebung der tibetischen Hochebene erfolgte erst im frühen bis mittleren Pleistozän. Vorher entsprach die Flora wohl noch ganz der von der Mongolei. Deshalb haben sich bisher nur wenige junge endemische Arten entwickelt wie *Calligonum zaidamense* und *Salsola zaidamensis.*

Der westliche Teil von Tsaidam (Abb. 6.0.1, Kreis 21) ist eine erhöhte Ebene mit einer sehr lichten Pflanzendecke aus Komplexen einer gipsophilen, halophilen und psammophilen Strauchvegetation; der nördliche Teil (Kreis 22) umfaßt die Vorberge des Nanschan, z. T. aus sandigen Hügeln bestehend, mit einer *Artemisia-Salsola*-Vegetation (Abb. 6.8.2). Der tiefste zentrale und südöstliche Teil (Kreis 23) besteht aus vegetationslosen Salzsümpfen, denen das ganze Gebiet den Namen verdankt (Abb. 6.8.3), und aus *Tamarix-Nitraria*-Salzwiesen der Flußtäler, ihren Deltabildungen und den Salzseen; nur im Süden am Fuß des Kuenlun sind Sandflächen mit Barkhanen vorhanden (Abb. 6.8.4). Der östliche Teil ist der höchste und gebirgige (Kreis 24). Der sumpfige zentrale Teil und die vielen Salzseen erhalten ihr Wasser durch die zahlreichen von dem östlichen schneereichen Kuenlun herabkommenden Flüsse.

Im Tsaidam-Becken selbst findet man keine Vertreter der tibetischen Flora, wohl aber auf den umgebenden Gebirgen. Es sind Arten wie *Microula sikkimensis* (Borag.), *Rumex nepalensis, Rheum spiciforme, Saussurea sorocephala, Thylacospermum rupifragum* (Caryoph.), *Lagotis brachystachya* (Scroph.), *Geranium pylzovianum, Salvia roborovskii, Adenophora hima-*

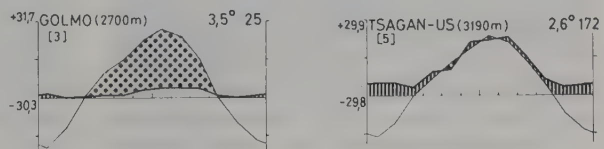


Abb. 6.8.1: Klimadiagramme von Stationen aus dem Tsaidam-Gebiet (Lage derselben s. Abb. 6.0.1).



Abb. 6.8.2: *Artemisia*-Wüste am Gebirgsfuß im nordöstlichen Tsaidam (Foto M. P. PETROV).



Abb. 6.8.3: Unendlich weite Salzwüste im zentralen Tsaidam (Foto M. P. PETROV).

layana, Aconitum gymnandrum, Dracocephalum tanguticum.

Die Nähe der Dsungarei kommt durch solche Arten wie *Poacynum hendersonii, Trachomitum lancifolium* (Apoc.) und viele *Calligonum*-Arten zum Ausdruck. Am verbreitetsten sind jedoch die mongolischen Geoelemente. Insgesamt wurden bisher etwa 200 Arten gesammelt.

6 Bestandesaufnahmen der sandig-kiesigen und mit Schutt bedeckten Flächen der Vorberge ergaben folgende vereinzelt stehende Arten:

Tamarix ramosissima, Myricaria alopecuroides, Ephedra przewalskii, Nitraria schoberi, Calligonum zaidamense, Calligonum spp., *Salsola abrotanoides, Reaumuria soongorica, Sympegma regelii, Ceratoides papposa, Artemisia* spp., *Halogeton glomeratus, Cynomorium songaricum, Lepidium perfoliatum.* Auch *Haloxylon*

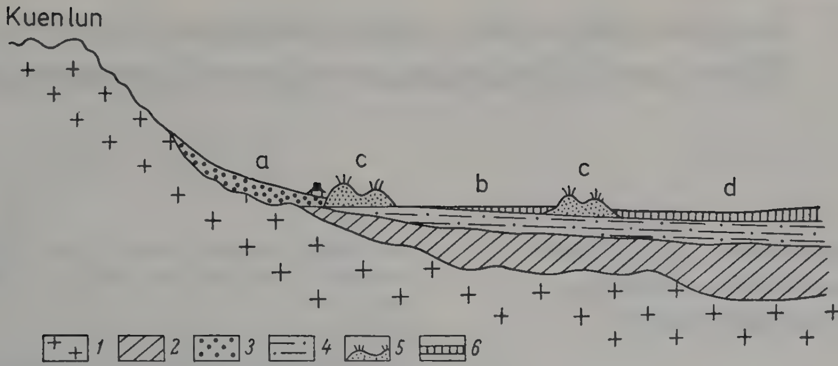


Abb. 6.8.4: Geomorphologisches Profil durch den Südteil des Tsaidam-Beckens (nach PETROV): 1 Vortertiäre Schichten, 2 tertiäre Gesteine, 3 kiesig-sandige Schuttkegel, 4 alte Seeablagerungen, 5 große Haufendünen, 6 rezente salzhaltige Ablagerungen des Sees Dausan-Nur. a =Hangfuß, b = Delta der Kuenlun-Flüsse, c = Sande mit *Tamarix,* d = Solonchak-Vegetation.

ammodendron bildet stellenweise lichte Bestände.

Auf teilweise ausgewehten Sandkuppen wächst vor allem *Calligonum zaidamense,* bei nicht sehr tiefem Grundwasserstand auch *Tamarix ramosissima* und *Nitraria tangutorum,* bei noch höherem *Populus diversifolia* und *Phragmites.* Oft sieht man absterbende Bäume, was auf ein Absinken des Grundwassers durch tieferes Einschneiden der Flußläufe hindeutet.

Auf unbeweglichem Sand herrschen bei 40% Deckung vor:

Artemisia arenaria, A. xerophytica, Oxytropis aciphylla, Aneurolepidium dasystachys, Thermopsis lanceolata (Leg.) mit *Stipa glareosa, Salsola paulsenii, Corispermum mongolicum, Echinops gmelini, Potentilla bifurca* u. a.

Im regenreichen Osten ist die Deckung in der *Artemisia-Salsola*-Halbwüste sogar 70–80%.

Auf Solonchak fehlt die Vegetation oder man findet vereinzelt vor allem *Kalidium gracile* mit *K. foliatum, Salicornia europaea, Lycium turcomanicum, Salsola praecox* und nur selten *Phragmites communis.*

Am reichsten ist die Pflanzendecke der sumpfigen, halophilen Wiesen, die durch die Flüsse dauernd Wasser erhalten.

Folgende Pflanzen seien genannt: *Phragmites, Puccinellia, Carex* spp., *Calamagrostis pseudophragmites, C. macilenta, Heleocharis atropurpurea, Juncus gerardi, Trichophorum pumilum, Triglochin striatum, T. maritimum, T. palustre, Glaux maritima, Youngia paleacea* (Comp.), *Saussurea salsa, Mulgedium tataricum, Thermopsis lanceolata, Sphaerophysa salsola* (Leg.) und stellenweise *Tamarix* mit *Myricaria* und *Nitraria* auf den Flußterrassen.

Auf Böden um Salzseen, deren Grundwasser wahrscheinlich relativ süß ist, bilden sich Bestände (Deckung 80–90%) von *Psathyrostachys (Hordeum) juncea, Aneurolepidium dasystachys, Phragmites communis, Bolboschoenus affinis, Typha angustata, Saussurea glomerata* u. a.

In den Wanderdünengebieten Tsaidams trifft man eine seltene Form von in der Windrichtung verlaufenden, parallelen Dünenrücken, deren Länge 4–5 km und deren Höhe 15–16 m betragen kann. Sie sind in den Randgebieten der zentralen Senke verbreitet und ihre Richtung wird durch die dort vorherrschenden N- oder SW-Winde bestimmt. Sie bilden sich auf einer ebenen versalzten Bodenoberfläche aus.

Die Barkhane sind in Tsaidam wie immer vegetationslos; nur zwischen den Sicheldünen kommen vereinzelt *Artemisia arenaria, Psammochloa villosa, Corispermum mongolicum, Agriophyllum arenarium* und *Thermopsis lanceolata* vor.

Die Sande haben sich durch das Auswehen der verwitternden tertiären Sandsteine und Konglomerate sowie der Fluß- und Seeablagerungen gebildet.

Der geologische Aufbau von diesem Becken geht aus Abb. 6.8.4 hervor. Vegetationsbilder findet man bei WALTER 1968 auf Abb. 560–562 (S. 800–801).

Teil 7: Extrem kalt-arides Subzonobiom VII (t IX) der Kälte- und Hochplateauwüsten Zentralasiens

7.0 Allgemeines zu den kalten Wüsten der asiatischen Hochgebirgsebenen

Zu diesem Subzonobiom gehören Tibet mit Pamir «das Dach der Welt», d. h. das größte und höchste Gebirgsplateau zwischen den Kuenlun- und Nanchan-Gebirgszügen im Norden und dem Himalaya – dem höchsten Gebirge der Welt – im Süden.

Tibet erstreckt sich von West nach Ost über 2000 km und von Nord nach Süd über 1200 km in einer mittleren Höhe von 4200–4800 m NN, wobei die zahlreichen die Hochfläche durchziehenden Gebirgszüge diese nochmals um 500–1000 m überragen. Eine solche riesige Hochfläche kann man nicht wie eine Höhenstufe behandeln, vielmehr ist sie eine Einheit, die einem emporgehobenen Zonobiom, bzw. Subzonobiom entspricht. Dem kalten Klima nach müßte man sie zum Zonobiom IX rechnen. Sie unterscheidet sich von diesem jedoch grundlegend durch den niedrigen Luftdruck und durch das Fehlen der Polarnacht im Winter und des polaren Tages im Sommer. Permafrostböden und die Solifluktionserscheinungen machen sich jedoch bemerkbar. Den geringen Niederschlägen nach gehört Tibet durchaus zu den zentralasiatischen Wüsten. In der letzten Glazialzeit des Pleistozäns war Tibet vom Eise bedeckt und wurde erst in der Postglazialzeit von den umgebenden Wüstengebieten aus besiedelt, so daß es den Florenelementen nach, diesen am meisten ähnelt. Allerdings mußten sich die einzelnen Arten an die ungünstigen Temperaturverhältnisse anpassen, wobei Neoendemiten entstanden.

Vom ökologischen Standpunkt aus scheint es uns deshalb am zweckmäßigsten zu sein, Tibet mit Pamir als Subzonobiom VII (t IX) von den anderen zentralasiatischen Wüsten abzutrennen, mit denen es durch das Subzono-Ökoton des Tsaidam-Beckens verbunden ist (vgl. auch Chang 1981, 1983, 1984).



Abb. 7.1.1: Vegetationsgliederung von Tibet (nach Ward). I Wüste Chiangtang (Tschangtang), Ia östlicher Teil mit Tsaidam und Kuku Nor, II äußeres Plateau, IIa feuchter, mit Gras, III Gebiet der tiefen Flußtäler: untere Schluchten und IIIa obere, höher gelegene Schluchten, IV Übergangsgebiet; – – – Profil auf Abb. 7.1.2.

7.1 Das Hochplateau Tibet

Zu diesem rechnen wir nur das Gebiet 29 auf der Karte (vgl. Abb. 6.0.1) mit den tibetischen Florenelementen. Die übrigen randlich gelegenen Gebiete 25–27 haben ein anderes, milderes Klima, sind z. T. tief durch Täler zerschnitten und besitzen namentlich in tieferen Lagen Waldstufen mit typisch ostasiatischen Elementen. Auch das tiefe Längstal (28) unterscheidet sich von (29) deutlich. Eine allgemeine Übersicht vermittelt Abb. 7.1.1 und das dazugehörige SW-NE-Profil auf Abb. 7.1.2.

Das tibetische Hochland besitzt ein extremes, lebensfeindliches Klima und war bisher geobotanisch und ökologisch kaum erforscht worden. Erst die Tibetische Expedition 1974–76 von China aus hat neue Ergebnisse gebracht, über die Chang (1984) berichtet. Wir entnehmen seiner Arbeit zwei Vegetationsprofile von S nach N und von W nach E, die auf Abb. 7.1.3 und 7.1.4 dargestellt sind.

Die Hochlage des Plateaus und der Verlauf der hohen randlichen Gebirgszüge bedingen eine Luftzirkulation, durch die auf dem Plateau ein sehr arides Klima entsteht mit sehr geringen

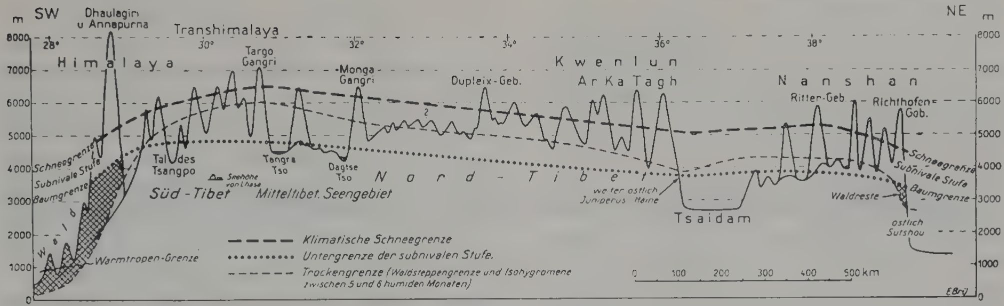


Abb. 7.1.2: Klimaprofil vom Tibetischen Hochplateau vom SW nach NE, 7½-fach überhöht (nach H. von WISSMANN 1961 aus WALTER 1968). Die Baumgrenze ist nur dort in Wirklichkeit vorhanden, wo sie über der Trockengrenze des Baumwuchses liegt (also nur im Himalaya und ganz im NE im Richthofen-Gebirge).

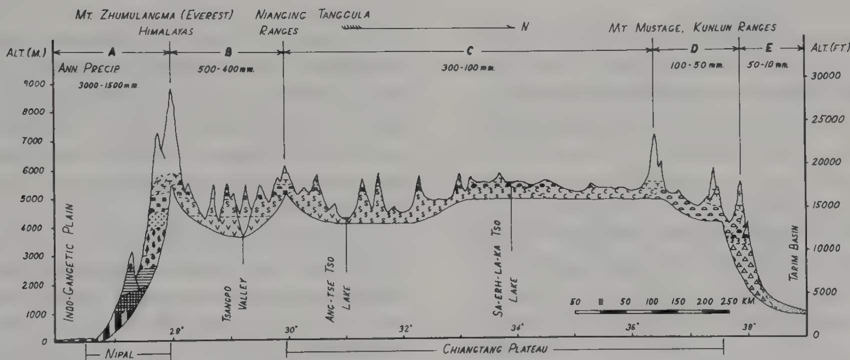


Abb. 7.1.3: Süd-Nord-Profil durch das Tibetische Hochplateau auf dem 85°E (nach CHANG 1984): A = Tropischer Monsunwald bis zur nivalen Stufe am Himalaya-Südabfall, B = das Tsangpo-Tal (Brahmaputra Oberlauf), C = das Chiangtang (Tschangtang)-Hochplateau, D = nördlicher, abfallender Teil desselben, E = Tarim-Becken. Wir behandeln nur das Chiangtang-Hochplateau mit den Signaturen 6–10 (1–5 alpine Höhenstufen des S-Himalaya, 15–20 dessen Waldstufen, 11–14 die Höhenstufen des Tarimbeckens am Kuenlunhang. Die Signaturen zu Abb. 7.1.3 und 7.1.4 lauten:

1 Nivale Zone
2 Subnivalzone mit vereinzelten alpinen Pflanzen
3 Hochalpine Polsterpflanzen-Vegetation
4 Hochalpine *Kobresia*-Matten
5 Subalpines *Rhododendron*-Gebüsch
6 Gebirgs-Kältesteppe *(Stipa purpurea)*
7 Gebirgs-Kältesteppe *(Carex moorcroftii)*
8 Wüsten-Steppe *(Stipa glareosa)*
9 Gemäßigte Steppe und Buschland
10 Gebirgs-Kältewüste
11 Steppen-Wüste *(Ceratoides latens)*
12 Gemäßigte Wüste
13 Steppen-Wüste *(Artemisia-Arten)*
14 Sand-Wüste
15 Montaner Koniferen-Wald *(Picea)*
16 Montaner Koniferen-Wald *(Abies)*
17 Laub-Nadel-Mischwald
18 Immergrüner Wald *(Quercus glauca)*
19 Immergrüner Wald *(Castanopsis indica)*
20 Monsun-Wald *(Shorea robusta)*

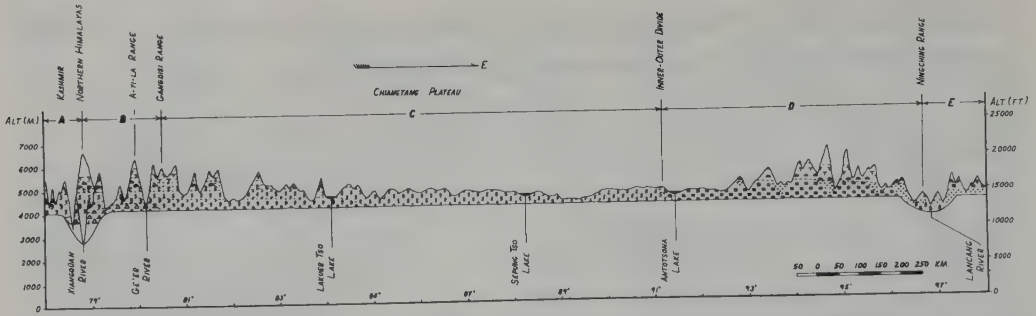


Abb. 7.1.4: West-Ost-Profil durch das Tibetische Hochplateau auf dem 32°N (nach CHANG 1984): A = Subtropische Wüste und Gebirgssteppe, B = die westliche Ali-Wüstenplateau-Zone, C = das Chiangtang-Hochplateau, D = Naka-Moore, E = östliche Tibetische subtropische Gebirgszone (Erläuterung der Signaturen bei Abb. 7.1.3).

Niederschlägen, die von SE und NW noch verstärkt abnehmen. Die Höhenlage des Plateaus steigt allmählich von 4500 m NN im Süden auf 5200 m NN im Norden an. Die mittlere Jahrestemperatur liegt zwischen − 2 °C und 0 °C, die Temperatur des wärmsten Monats zwischen 6 ° und 10 °C. Während 6–7 Monaten herrscht Frost. Permafrost ist im nördlichen Teil weit verbreitet. Die Tagesschwankungen der Temperatur sind in diesem Gebiet sehr stark. Die Niederschläge (meist als Hagel) betragen 100–300 mm im Jahr und nehmen, wie bereits erwähnt, nach NW ab. Dazu kommen die Sturmwinde von im Mittel 15 m · sec^{-1}.

Die typische Vegetation ist eine *Stipa purpurea* – Kältesteppe mit sehr geringer Deckung (stets unter 20%), meist mit einigen Polsterpflanzen, wie *Arenaria musciformis, Androsace tapetes* und *Thylacospermum rupifragrum* (Caryoph.).

Am Ost- und Südrand des Plateaus gesellt sich *Kobresia pygmaea* mit einigen krautigen Arten hinzu. Nach Norden wird das Klima kälter und *Carex moorcroftii* gewinnt mit größerer Höhenlage an Bedeutung, bis im nördlichsten Teil *Carex moorcroftii* und *Ceratoides compacta* die Vorherrschaft gewinnen. Im Gegensatz dazu treten im südlichsten Teil etwas mehr wärmeliebende Arten, wie die Gräser *Orinus thoroldii* und *Pennisetum flaccidum* auf, dazu kommen *Artemisia wellbyi* und niederliegende *Caragana versicolor*-Sträucher. Im Westen (im Seen-Gebiet), wo das Klima wärmer ist, vollzieht sich der Übergang zu einer Steppe mit *Stipa glareosa* und *S. subsessiliflora* var. *basiplumosa* (zentralasiatische Elemente).

Auf den sich über das Plateau erhebenden Bergen wird die *Stipa purpurea* von *Carex moorcroftii* abgelöst, die alpine Wiesen bildet; darüber in der subnivalen Stufe findet man nur vereinzelt Pflanzen und fleckenweise *Kobresia pygmaea*-Teppiche. Firnfelder und Gletscher sind verbreitet.

Am Westrand von Tibet, zwischen dem nordwestlichen Himalaya und dem Karakorum-Gebirge liegt das Ali-Gebiet. Hier herrscht in den Tälern (3000–4300 m NN) das trockenste Klima Tibets, aber auch das wärmste im Sommer (Julimittel 15 °C), im Winter jedoch bis − 10 °C. Die Niederschläge überschreiten 50–75 mm nicht (Dürrezeit 5–6 Monate).

Das Gebiet ist eine Felswüste mit spärlichen *Ceratoides latens*. Über 4500 m NN gesellen sich *Stipa glareosa, S. subsessiliflora* und *S. breviflora* dazu; diese Wüstensteppe geht bis 5200 m NN hinauf. Im Süd-Aligebiet ist das Klima etwas feuchter und im Indus-Tal findet man in einer Wüstensteppe außer *Ceratoides* und *Stipa* auch noch *Ajania fruticulosa* (aff. *Tanacetum*), sowie *Ephedra gerardiana* und *Caragana versicolor*. Die Vegetation ist üppiger, weil im Winter und Frühjahr Schnee fällt, so daß sogar Ephemeren auftreten, wie die Crucifere *Tauscheria lasiocarpa* und die Composite *Koelpinia linearis*. Dort, wo das Indus-Tal auf 2900 m NN abfällt, treten sogar mediterrane Elemente auf, wie *Colutea arborescens* u. a.

Die nordwestlichste Ecke von Tibet zwischen dem Kuenlun und Karakorum-Gebirge bei einer Plateauhöhe von 5000 m NN ist der kälteste Teil: Jahresmittel − 8 bis − 10 °C mit neun Monaten unter 0 °C und keine frostfreie Zeit, überall

Permafrostboden, Niederschlag 20–50 mm nur als Schnee, starke Winde. Pflanzen fehlen hier fast ganz; es ist eine Kieswüste mit wenigen kleinen Polstern von *Ceratoides compacta* (Dekkung oft nur 1–2%). Hier kommt auch *Myricaria hedinii* vor, die an Flußufern wächst. Ihr Zweigsystem ist in der Erde und nur die kleinen Blätter ragen heraus (somit wie bei *Salix herbacea* in den Schneetälchen der Alpen, p. 116).

Eine Besonderheit sind die an Nordhängen typischen Naka-Moore mit *Kobresia tibetica*, die so hart ist, daß sie den Kamelen nicht nur die Lippen, sondern auch die Fußsohlen zersticht (Abb. 7.1.5).

Insgesamt ist die Vegetation so arm, daß sie nur für einige Wildherden ausreicht, es sind die Kyang-Antilopen und im Osten der Yak *(Bos grunniens)*.

Anders sind die Verhältnisse im Längstal zwischen dem Himalaya und dem Trans-Himalaya (Abb. 7.1.3, B). Dieses tektonisch bedingte Tal (vgl. TAPPONNIER 1985), fällt leicht von 4500 m NN nach E auf 3500 m NN ab. Es wird vom Tsangpo, dem Oberlauf des Brahmaputra durchflossen; im W auch vom Oberlauf des Indus und den Nebenflüssen des Ganges. Der indische Sommermonsun dringt in das Tal aufwärts vor und bringt einzelne Regenfälle. Lhasa mit einem Jahresmittel von 9,8 °C und einem Jahresniederschlag von 437 mm (im westlichen Teil des Längstales nur 200 mm) hat ein viel milderes Klima (Abb. 7.1.6). Baumpflanzungen sind möglich *(Populus alba, Ulmus pumila, Corylus heterophylla, Prunus ansu)*, auch Apfelkulturen. Die natürliche Vegetation ist eine Steppe *(Stipa bungeana, Aristida triseta, Artemisia webbiana)* mit einzelnen Sträuchern (*Sophora moorcroftiana*, der Plumbaginacee *Ceratostigma griffithii*, der Rubiacee *Leptodermis*). In 4400 m wird *Stipa purpurea* vorherrschend. Die Strauchvegetation besteht dann aus *Dasiphora (Potentilla) fruticosa, Lonicera tibetica* im Osten und *Caragana versicolor* im trockeneren Westen. An Südhängen ist *Juniperus*-Gebüsch verbreitet. In 4600–5400 m NN dominiert *Kobresia pygmaea* mit den oben erwähnten Polsterpflanzen, aber von 5400–6000 m NN treten alpine Himalaya-Elemente auf (*Saussurea, Gentiana, Draba, Braya, Androsace, Potentilla* u. a.). Die Felsen sind mit Flechten bedeckt (*Rhizocarpon, Caloplaca, Parmelia* u. a.).

In diesem Gebiet ist in tieferen Lagen Ackerbau möglich und damit auch eine dichtere Besiedlung.

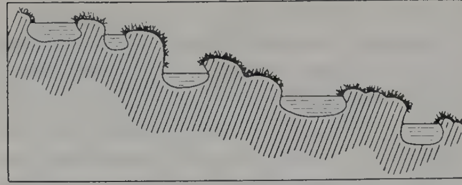


Abb. 7.1.5: Die im östlichen Teil an Nordhängen verbreiteten sehr kalten Naka-Moore mit *Kobresia tibetica*. Sie bestehen infolge von Solifluktion aus schmalen niedrigen Dämmen und Tümpeln dazwischen (im Querschnitt zu sehen). Letztere trocknen dazwischen aus oder frieren zu (nach A. TAFEL aus WALTER 1968).

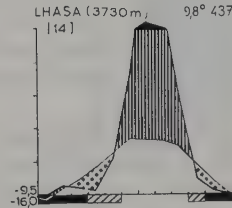


Abb. 7.1.6: Klimadiagramm von Lhasa.

7.2 Pamir – eine ökologisch gut untersuchte Hochgebirgswüste

7.2.0 Allgemeine Gliederung

Das Pamirgebiet schließt sich im Osten an Hochtibet an. Es wurde von der Biologischen Station (3864 m NN, etwa 220 m über Murgab) aus mehrere Jahrzehnte hindurch sehr eingehend durchforscht, so daß wir dieses Biom wieder genauer behandeln können. Eine farbige Karte von Pamir (1 : 3 Millionen) liegt dem geographischen Werk «Soviet Union», Band Tadshikistan, Moskau 1968, bei. Von dem Hochplateau Pamir gehen in allen Richtungen mit die höchsten Gebirge ab. Von diesem Knotenpunkt erstreckt sich nach Südwesten der Gebirgszug Hindukusch, nach Norden das Alai-Gebirgssystem mit dem anschließenden Tyen Shan, nach Osten der Gebirgsrücken Kuenlun und mehr südlicher der Karakorum, wobei sich an diesen das mächtigste Gebirgssystem des Himalaya anlehnt. Das Hochland Pamir selbst greift über das Gebiet der USSR hinaus und besteht aus zwei durch den 72° 45′ E abgegrenzten Teilen (STANYUKOVICH 1973 a, b, AGAKHANYANTZ 1964, 1965; Abb. 7.2.1).

A) **Ostpamir** ist der an Tibet erinnernde mehr plateauartige Teil in etwa 3500–4000 m Höhe

mit breiten, flachen Tälern, die mit alluvialen Ablagerungen ausgefüllt sind und durch niedrige Gebirgsrücken voneinander getrennt werden. Einige besonders hohe Gebirge (über 7000 m) nehmen mehr eine Randlage ein. Sie halten die feuchten Luftmassen von dem inneren Teil ab, der sich infolgedessen trotz der Höhenlage durch große Trockenheit auszeichnet. Die mäandernden Flüsse haben eine langsame Strömung, z. T. versumpfen sie oder werden von Wiesen begleitet. Sehr merkwürdig sind die unterirdischen Flüsse, die in den Schuttmassen fließen, bei Abdämmung durch ein Ganggestein jedoch an die Oberfläche treten und bald darauf wieder in dem Schutt versinken. Zahlreiche Seen sind vorhanden, einige wurden durch Bergstürze gebildet, wie der Sares-See am 7. Februar 1911 (vgl. p. 359).

B) **Westpamir** oder **Badakhshan,** ein wildes Gebirgsland mit Höhenrücken bis über 6000–7000 m NN (Anhang Abb. 8–9) und tiefen Tälern, deren Talsohlen z. T. unter 2500 m NN liegen. Es ist das weniger gut bekannte Gebiet, das nach Afghanistan hineinragt und mehr Niederschläge im Winter und Frühjahr erhält.

Die Lage der Schneegrenze ist in diesem Gebiet infolge der Aridität des Klimas sehr hoch und zwar umso höher, je niedriger die Jahresniederschläge sind: Dort, wo 500 mm fallen, beobachtet man die Schneegrenze bei etwa 4000 m NN, bei 100 mm Niederschlag dagegen bei etwa 5500 m NN, während bei nur 40 mm im Jahr sie selbst über 5500 m NN fehlt, weil der Schnee in der trockenen Luft bei der hohen starken Strahlung verdunstet.

Agakhanyantz (1965) gibt an, daß Gubski in der Nähe von Murgab in 3860 m NN von Dezember 1963 bis März 1964 eine Schneeverdunstung von 43,7 mm (als Wasser gemessen) feststellte, während der Niederschlag in diesem Zeitraum nur 22,3 mm betrug. Auf einzelnen Flächen verdunstete im März in 18 Tagen sogar eine Schneemenge, die einem Niederschlag von 80 mm entsprach.

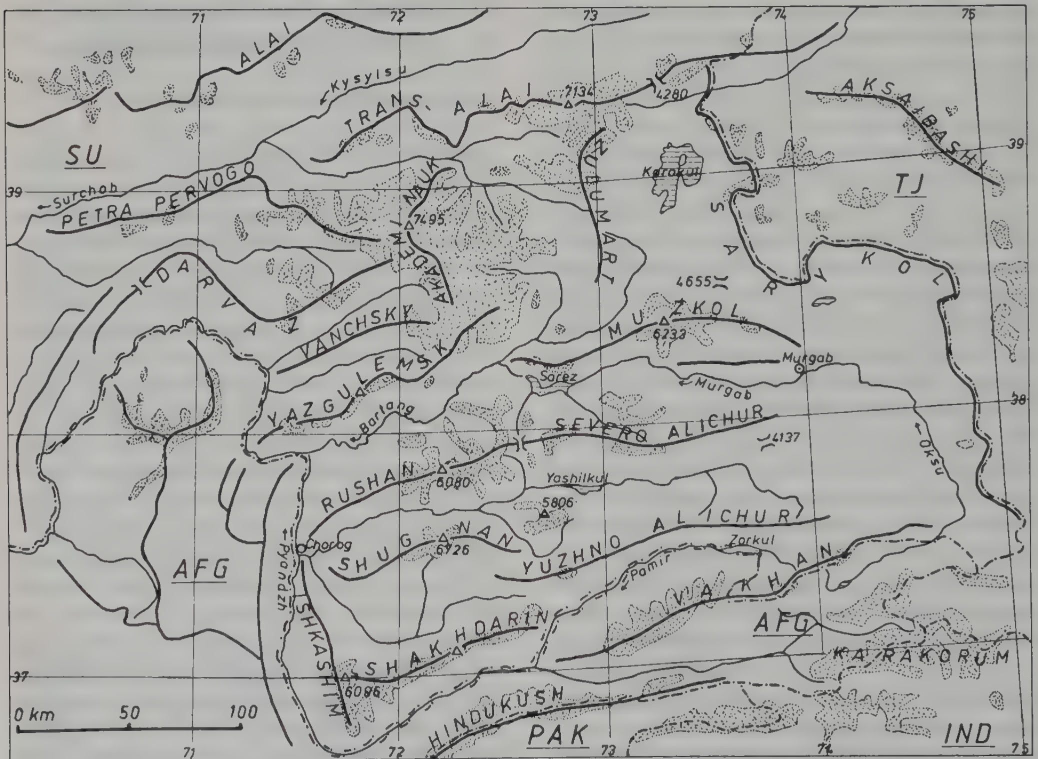


Abb. 7.2.1: Kartenskizze vom Pamirgebiet (nach Agakhanyantz, gez. von A. Benzing). Die Grenze zwischen Ostpamir und Westpamir entspricht etwa dem Längengrad 72° 45′E. Firnfelder punktiert.

7.2.1 Ostpamir

Das Klima

Im Vergleich zu Tibet ist es noch trockener. Die meteorologischen Messungen der Station Murgab ergaben für die Jahre 1941–1951 ein Jahresmittel des Niederschlags von 103 mm (maximal 145 mm, minimal 40 mm). Ihre Verteilung geht aus der Tabelle 7.1 hervor. Am relativ regenreichsten sind die Monate Mai–August, also die Sommermonate. Das Klimadiagramm von Murgab zeigt deutlich den Wüstencharakter des Klimas, dasjenige vom Fedtschenko-Gletscher das Klima eines Randgebirges (Abb. 7.2.2). Der Fedtschenko-Gletscher ist mit 77 km der längste außerhalb der Polargebiete.

Die Niederschläge fallen in kleinsten Mengen (50% zwischen 0,2 und 0,5 mm) und meistens als Graupeln oder Schnee, selten als Regen. Nur am 8. August 1952 fielen über 22 mm (Tabelle 7.2). Solche starken Regen kommen wohl alle 15–20 Jahre einmal vor. Sie sind aber für die Vegetation von größter Bedeutung. Die schwachen Niederschläge wirken sich nicht aus. Im Winter übersteigen die Monatsniederschläge selten 2–3 mm. Selbst die skelettreichen Böden werden deshalb nur bis zu 1 m Tiefe durchfeuchtet. Die einzelnen Niederschläge eines Jahres sind aus Tabelle 7.2 zu ersehen.

Die relative Luftfeuchtigkeit ist in Pamir äußerst gering, im Winter 50 bis 70%, im Sommer um 20% als Monatsmittel. Bei der extremen Höhenlage und der Trockenheit der Luft sind die Einstrahlung am Tage sowie die Ausstrahlung in der Nacht äußerst stark. Die Sonnenstrahlung entspricht 90% der Solarkonstante. Die Bewölkung beträgt 39%, gegenüber 65% in

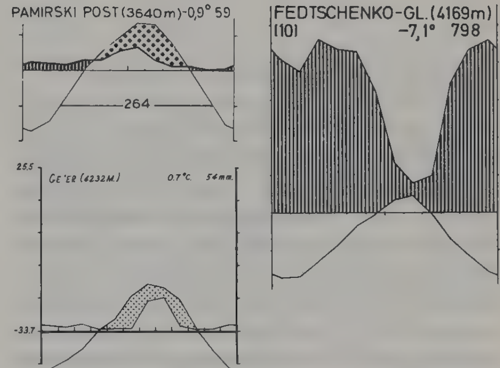


Abb. 7.2.2: Klimadiagramme aus den zentralasiatischen Hochgebirgswüsten: Murgab (Pamirski Post) hat ein ähnliches Klima wie West-Tibet, Wüste Chiangtang (vgl. Klimadiagramm Ge'er nach CHANG 1984) und Fedchenko-Gletscher (Randgebirge niederschlagsreicher).

Tab. 7.1: Verteilung der Niederschläge im Frühjahr und Sommer (in Millimeter). Pamirsche Biologische Station, 3864 m NN (aus SVESHNIKOVA 1962)

Jahr	April	Mai	Juni	Juli	August	September	insgesamt
1939	–	0	0	18,0	36,6	0	65,4
1940	–	0	23,6	32,7	0	0	56,3
1941	7,5	0	42,0	28,1	0	5,9	83,5
1942	6,0	30,0	73,8	4,0	2,5	0	116,3
1943	15,3	36,4	10,6	12,0	22,8	8,7	105,8
1944	9,4	20,2	8,6	0	24,1	4,3	66,6
1945	18,1	15,0	19,9	3,4	23,5	6,0	85,9
1946	0,0	16,2	0,6	0	0	15,6	32,4
1947	7,0	3,6	10,5	35,2	4,5	0	60,8
1948	0,6	20,3	29,7	12,6	19,4	0,1	82,7
1949	5,0	6,6	30,6	2,0	26,7	0	70,9
1950	18,2	19,5	8,1	0	20,7	18,5	85,0
1951	–	17,5	4,8	0,8	6,0	0,2	29,3
1952	0,1	13,7	2,8	24,5	59,5	1,7	102,3
1953	–	40,7	36,6	19,4	11,0	24,0	131,7
1954	–	0,3	0,3	32,7	29,8	8,2	71,5
1955	–	37,8	6,9	6,2	0	0	51,0
Mittel	(7,9)	15,3	18,9	13,9	16,6	5,8	70,5

Tab. 7.2: Niederschläge in der Zeit vom 1. IX. 1951 bis 31. VIII. 1952, Pamirsche Biologische Station

Tage	mm	Tage	mm	Tage	mm	Tage	mm
10. IX.	2,0	18. II.	0,9	28. V.	5,7	20. VII.	4,6
11. IX.	3,1	4. III.	2,0	29. V.	3,2	26. VII.	0,5
24. IX.	0,9	6. III.	0,2	31. V.	4,3	27. VII.	0,5
10. X.	0,1	8. III.	9,5	1. VI.	2,8	30. VII.	4,8
26. X.	0,2	13. III.	0,3	4. VII.	0,5	31. VII.	0,9
26. XII.	0,1	27. III.	0,2	15. VII.	1,0	8. VIII.	22,2
13. I.	0,3	8. IV.	0,1	16. VII.	2,8	23. VIII.	2,5
4. II.	0,4	27. IV.	0,1	18. VII.	1,6	24. VIII.	5,7
10. II.	0,8	18. V.	0,2	19. VII.	2,8	25. VIII.	3,0
						26. VIII.	5,0

den Alpen in 3100 m Höhe. Es gibt nur 45 trübe Tage im Jahr, jedoch 130 wolkenlose. Die Sonnenscheindauer ist mit etwa 3000 Stunden im Jahr sehr hoch, aber infolge der Hochgebirgslage gibt es Flächen, auf denen länger andauernde Temperaturen über 10 °C fehlen. Das Januarmittel ist – 20 ° oder tiefer und nur in günstigen Lagen – 16 °C. Das absolute Minimum liegt bei – 40 bis – 45 °C. Die mittlere Julitemperatur beträgt 8 bis 12 ° und das absolute Maximum ist etwa 25–30 °C.

Die Verdunstung von der Bodenoberfläche kann auf bewässerten Flächen im Sommer 5 mm pro Tag überschreiten. Bei einer freien Wasseroberfläche dürfte sie 8 mm betragen. Die jährliche potentielle Evaporation könnte man mit über 1000 mm veranschlagen, doch liegen entsprechende Messungen nicht vor. Die mittlere Jahrestemperatur schwankt zwischen – 1,0 °C und – 2,8 °C, aber in den Sommermonaten erreichen die Lufttemperaturen in 2 m Höhe 20–22 °C, in Bodennähe 28 °C und an der Bodenoberfläche 52 °C. Nachts fällt die Temperatur unter den Gefrierpunkt, frostfrei sind nur 10–30 Nächte im Jahr. Die Temperatur an der Bodenoberfläche wird vielleicht durch den sehr starken Wind etwas gemildert, doch wurden 68 °C gemessen. Die Windstärke beträgt nachmittags meist 15 m · sec^{-1}. Die Temperaturschwankungen der oberen Bodenschichten erreichen täglich 25–30 °C und im Laufe eines Jahres über 100 °C. Selbst in 1 m Tiefe schwanken sie zwischen 13,0 °C und – 8,5 °C. In 4 m Tiefe ist der trockene Boden selten gefroren. Eine ewige Gefrornis tritt deshalb nur ganz lokal in Tal- oder Kessellagen auf. Die mittleren monatlichen Maxima und Minima in den oberen Bodenschichten gehen aus Tab. 7.3 hervor. Abb. 7.2.3 zeigt die Mitteltemperaturen in größeren Tiefen.

Tab. 7.3: Monatliche Extremtemperaturen im Boden bis zu 80 cm Tiefe bei der Pamir-Station (nach SVESHNIKOVA 1962)

Tiefe in cm	Dezember Max.	Dezember Min.	Januar Max.	Januar Min.	Februar Max.	Februar Min.	März Max.	März Min.	April Max.	April Min.	Mai Max.	Mai Min.	Juni Max.	Juni Min.	Juli Max.	Juli Min.	August Max.	August Min.
0	11,9	–30,5	– 2,3	–42,7	7,8	–45,7	30,5	–39,4	37,1	–18,2	35,4	–11,0	50,0	–4,3	53,3	– 0,6	56,8	– 4,2
20	– 2,7	–17,3	–11,3	–29,4	–8,4	–28,3	2,1	–14,9	11,4	– 4,3	16,9	– 2,3	22,4	7,6	24,8	10,1	24,3	10,1
40	– 3,0	–10,1	– 7,9	–22,1	–9,9	–20,7	– 1,1	–11,3	9,1	–	13,0	2,4	19,0	9,4	21,3	10,4	20,2	14,1
80	– 0,9	– 4,5	– 3,7	–12,8	–8,1	–13,1	– 3,8	– 9,0	3,4	– 3,6	6,9	2,7	12,3	7,0	14,9	12,1	16,3	13,1

Die Böden

Unter den ariden Verhältnissen entstehen auf den weiten Schuttschwemmflächen eigenartige graubraune, sehr humusarme und skelettreiche Böden, die den Serozemen der Wüsten nahestehen. Sie neigen zu einer Sodaverbrackung, oder auch zu Magnesium-Karbonat-Anreicherungen und entsprechen den zonalen Böden. Daneben gibt es die verschiedensten Böden, die Pedobiome kennzeichnen.

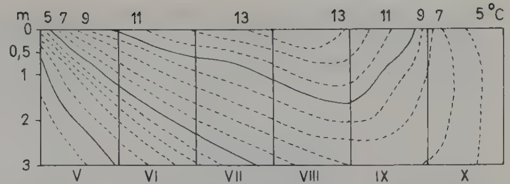


Abb. 7.2.3: Bodentemperaturen (Chronoisopleten) bei der Pamirstation im Sommer 1940 (aus SVESHNIKOVA 1962).

Die Vegetation[1]

Die Vegetation der einzelnen Gebiete Ostpamirs zeigt gewisse Unterschiede. Im südlichen Teil hat sie den Charakter von alpinen Trockenwiesen mit *Festuca sulcata* und *Poa relaxa,* sowie alpinen Kräutern.

Im zentralen Teil überwiegen krautarme *Stipa*-Steppen, während der östliche Teil um die Biologische Station herum noch trockener ist, wobei entweder *Ceratoides papposa* oder *Artemisia rhodantha* oder *Xylanthemum (Tanacetum) pamiricum* vorherrschen. Entlang von Flußtälern treten Wiesen auf, bei tieferer Lage auch Sträucher.

Von den 150–200 vorkommenden Arten sind nicht weniger als 100 an feuchte Standorte gebunden. Auf trockenen Standorten findet man selten über 5–7 Arten; es sind 10–15 cm hohe Zwergsträucher, die höchstens eine Deckung von 10% erreichen. (Vegetationsbilder findet man bei WALTER 1968, Abb. 567–573).

STANYUKOVICH (1973) unterscheidet zwei Höhenstufen, die wir als subalpin und alpin bezeichnen:

1. subalpin 3500–4200 (4300) m NN mit Hemi-Kryophyten
2. alpin 4200 (4300)–4700 (4800) mNN mit Eu-Kryophyten.

Darüber beginnt die nivale Stufe, soweit man von einer solchen bei oft nicht ausgeprägter Schneegrenze sprechen kann. Sie ist fast vegetationslos. Diese Stufen sind natürlich nicht scharf getrennt (Tab. 7.4).
Abb. im Anhang.

[1] Pflanzennamen nach IKONNIKOV (1963). Für *Eurotia ceratoides* wird jedoch der neuere Name *Ceratoides papposa* verwendet. Es handelt sich um die Flora von Ost-Pamir mit ihren 251 Gattungen und 636 Arten. Inwieweit die Artnamen im chinesischen Gebiet (Tibet) mit diesen abgestimmt sind, ist uns unbekannt.

Anhand der Gletscher läßt sich die Schneegrenze ungefähr erkennen. Oberhalb 5000 m NN sind ca. 40 Arten bekannt. Auch in der alpinen Stufe ist die Vegetation besonders auf Standorte mit allochthoner Wasserzufuhr zusammengedrängt und dicht.

Innerhalb der subalpinen und alpinen Stufe im Nord- und Ostpamir trägt die Vegetation einen xerophilen Charakter von Halbwüsten und Wüsten, die zuweilen als Wüstensteppen bezeichnet werden können, da teilweise schüttere Steppenrasen auftreten. Im Pamir, wie in Tibet, verschwinden mesophile Höhenstufen vollständig.

1. Subalpine Stufe: Es herrscht die *Ceratoides*-Wüste vor, oft mit *Artemisia rhodantha,* seltener Gräser oder Polsterpflanzen (Wiesen nur direkt am Wasser); auf sandigen Flächen am Fuß von Schuttfächern überwiegt *Xylanthemum (Tanacetum) pamiricum,* an steilen Felswänden steht zerstreut *Artemisia rutifolia.*

2. Alpine Stufe: Die Niederschlagshöhe ist etwa doppelt so hoch wie in der unteren Stufe, vor allem im südlichen Teil. Es herrscht die eukryophile *Ajania tibetica (Tanacetum xylorrhizum)* vor mit *Dracocephalum paulsenii;* bei höheren Niederschlägen treten Polsterpflanzen auf und im feuchteren südlichen Teil auch *Poa litwinowiana,* sowie *Festuca sulcata.* Die *Kobresia*-Rasen nehmen größere Flächen ein.

Die einzigen Holzpflanzen im ganzen Ostpamir sind in den tieferen Flußtälern niedrige *Betula turkestanica* und *Salix* spp., sowie *Berberis kaschgarica* und *Hippophaë rhamnoides.*

In großen Höhen sind die Temperaturverhältnisse am günstigsten in Bodennähe. Deshalb erheben sich die Pflanzen nur wenig über diesen; auch ihre Wurzeln breiten sich hauptsächlich in geringer Tiefe aus, aber wegen der sommerlichen Trockenheit doch nicht so oberflächlich, wie in den Alpen (Abb. 7.2.4–7.2.6).

Eine besondere Rolle spielen im Pamir die Kissen-Polsterpflanzen, die für Gebiete mit star-

Tab. 7.4: Höhenverbreitung der Pflanzen in Pamir (nach STANYUKOVICH, 1949). Punktiert = vereinzelt.

Typus	Leitarten	Subalpine Stufe	Alpine Stufe	Nivale Stufe
Wüsten	*Ceratoides papposa*	——	····	
	Artemisia rhodantha	——	····	
	Artemisia lehmanniana	——	····	
	Xylanthemum (Tanacetum) pamiricum	——		
	Artemisia turczaninowiana	····		
	Ajania tibetica		——	——
	Dracocephalum paulsenii (discolor)		——	
Krautarme Steppen	*Christolea pamirica*	····		
	Allium polyphyllum	——	····	
	Stipa orientalis	——		
	Stipa glareosa	——	····	
	Ptilagrostis subsessiliflora	——		
Steppen	*Festuca sulcata*	····		
	Poa litwinowiana		—— ····	
	Festuca alaica (coelestis)		····	
	Artemisia viridis		—— ····	
	Poa relaxa		—— ····	
Polsterpflanzen	*Acantholimon diapensioides*	——	——	
	Saussurea gnaphalodes (sorocephala)		····	····
	Oxytropis poncinsii	——	——	
	Oxytropis tianschanica	····	····	
	Potentilla pamiroalaica		—— ····	
	Oxytropis immersa		——	——
	Sibbaldia tetrandra		——	——
Verschiedene Wiesen	*Carex stenophylloides (duriusculiformis)*	···· ——	····	
	Leymus (Elymus) dasystachys	——	····	
	Hordeum turkestanicum	——	——	
	Kobresia stenocarpa		——	
	Swertia marginata			····
	Kobresia capilliformis	····	——	
	Calamagrostis anthoxanthoides		···· ——	
	Carex melanantha		····	——
	Kobresia pamiroalaica	····	——	
	Polygonum viviparum	···· ——		
	Puccinellia (Atropis) hackeliana	····	····	
	Puccinellia (Atropis) pamirica	····	····	
	Primula nivalis		——	——
	Carex orbicularis	——	——	

ken Winden bezeichnend sind. Die harten Kissen sind flach und breit, sie nehmen leicht das auf sie fallende Regenwasser auf und speichern im Kissen oft das Fünffache ihres Eigengewichts an Wasser, z. B. *Sibbaldia decumbens*. Dieses Wasser ist vor rascher Verdunstung geschützt



Abb. 7.2.4: Wurzelsystem von *Saussurea gnaphalodes*, einer Art der Schutthalden (nach STANYUKOVICH 1949). Bodenprofil: Oben grober Schutt, darunter mit Feinerde gemischt.

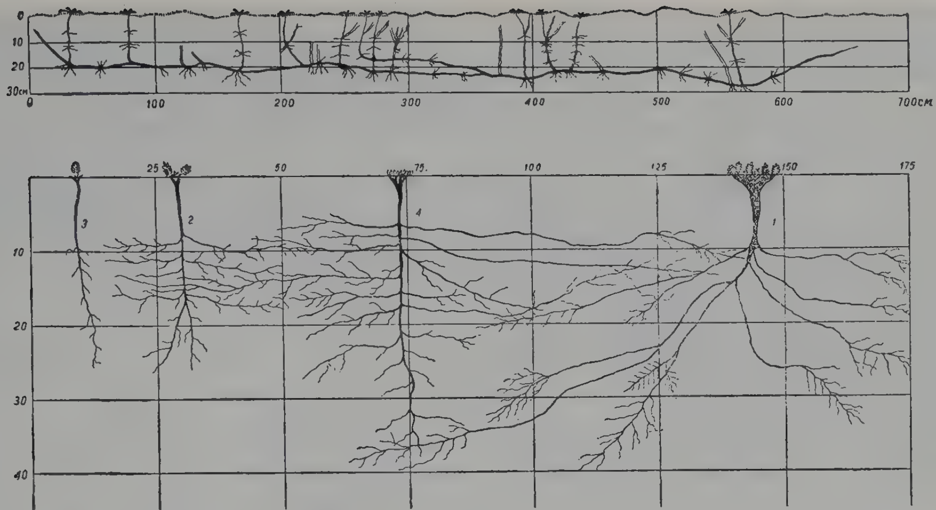


Abb. 7.2.5–7.2.6: Wurzelsysteme von Sandpflanzen im Pamir (nach STANYUKOVICH). Abb. 7.2.5 (oben): Wurzeln von *Polygonum pamiricium*. Abb. 7.2.6 (unten): von *Oxytropis poncinsii*: 1 mehrjährige Pflanze, 2 zweijährige und 3 einjährige, 4 von *Braya pamirica* (mehrjährige Pflanze). Zahlen = cm.

Abb. 7.2.7: Wurzelsysteme der *Artemisia rhodantha* + *Stipa orientalis*-Assoziation (nach STANYUKOVICH). Von links nach rechts: *Stipa orientalis, Carex duriusculiformis, Oxytropis chiliophylla, Artemisia rhodantha.*

und wird durch Adventivwurzeln innerhalb des Kissens aufgenommen. Auch die Temperaturverhältnisse im Kissen sind ausgeglichener. Das Wachstum der Kissenpolster ist sehr langsam, z. B. bei *Acantholimon diapensioides* nur 2–5 mm im Jahr, bei *Sibbaldia tetrandra* in die Höhe etwa 3–4 mm, radial jedoch im Mittel 16,5 mm.

Bei krautigen *Kissenpolstern* können diese aus mehreren oder vielen Einzelpflanzen bestehen, die alle dicht zusammengedrängt ein Polster bilden. Die Samen der alten Pflanzen finden günstige Keimverhältnisse zwischen den toten Zweigen des Polsters und an der Peripherie. Ein Polster mit einem Durchmesser von 1 m kann aus 600 Einzelpflanzen verschiedenen Alters bestehen. Die jungen Sprosse von *Sibbaldia tetrandra* wachsen plagiotrop an der Bodenoberfläche und drängen die alten in die Höhe, wodurch das Kissen eine immer größere Wölbung erhält (Steshenko 1973).

Man unterscheidet mehrere Typen:

1. Harte Kissen mit einer Pfahlwurzel:

Gypsophila capituliflora (flache Kissen, ∅ 15–25 cm).

Acantholimon hedini (konvexes Kissen, 15–25 cm hoch, ∅ bis 70 cm).

Potentilla pamirica u. *Plantago arachnoidea* (sehr verbreitetes flaches Kissen).

2. Feste Kissen mit sich bewurzelnden Seitenästen:

Acantholimon diapensioides (ganz flach; ∅ 20–40 cm, bis 1 m). Sehr dürreresistent, wächst zentrifugal und bildet einen Hexenring, wenn die Mitte abstirbt.

Sibbaldia tetrandra (bis 1 m hoch, ∅ über 1 m) Diese Art ist oft windgeformt (stirbt auf der Luvseite ab), bevorzugt ein feuchteres Klima mit Schneeablagerung und die Höhenlagen 4400–4900 m NN.

3. Lockere Kissen ohne Adventivwurzeln (sehr häufig im Pamir):

Oxytropis poncinsii, 25–30 cm hoch, ∅ 50–60 cm, auf Sandböden weitere 3 *Oxytropis*-Arten, *Hedysarum cephalotes, Astragalus myriophyllus, Saussurea gnaphalodes, Braya pamirica, Erysimum humillimum, Draba korschinskyi, Smelowskia calycina* (Cruc.), *Arnebia (Macrotomia) euchroma* (Borag.).

4. Lockere Kissen mit Adventivwurzeln:

Artemisia viridis und *Androsace akbaitalensis*.

5. Luftkissenpflanzen ohne Adventivwurzeln:

Acantholimon pamiricum, halbkugeliges Igelpolster, mit radialem Zuwachs von 1,5–2 cm pro Jahr.

Nach Stanjukovitsch und Krivonogova (1973) kommen in Pamir 6 *Acantholimon*-Arten vor, von denen jedoch nur 3 Höhenvikarianten dominieren:

Acantholimon pamiricum bildet in mittleren Lagen von 3300–3600 m NN (Grenzwerte 2300–4300 m NN) 10–15 cm hohe Polster (∅ 10–120 cm, meist 30–40 cm) und deckt 20–30% (7–60%) des Bodens.

Acantholimon parviflorum bevorzugt die tiefen Lagen (2300–3500 m NN), ist 10 cm hoch (∅ 25–60 cm) und deckt 15–20%.

Acantholimon korolkovii ist eine Art der hohen Lagen (3700–4300 NN), beschränkt sich mehr auf den Westen, ist mesophiler sowie weniger stachelig und bevorzugt steinige Böden oder Schutt.

Außer diesen Polsterpflanzen sind Halbsträucher und die verschiedenen Formen von Schuttstauern häufig, dagegen annuelle Arten äußerst selten.

Folgende Vegetationstypen werden unterschieden:

1. Wüsten mit vorherrschenden Halbsträuchern

Die Hochgebirgswüsten des Pamir sind ein besonderer Typus, der ganz isoliert von den Wüsten der tiefen Lagen auftritt. Sie nehmen im Pamir den weitaus größten Raum ein. Die Dekkung beträgt 8–15%, die Pflanzengemeinschaften sind artenarm (3–7 Arten pro 100 m²), Halbsträucher und Polsterpflanzen sind die häufigsten Lebensformen.

1) *Ceratoides papposa*-Gesellschaften: Subalpine Wüsten auf Sand mit *Christolea pamirica* (Cruc.) oder *Stipa orientalis*, auf Schuttböden mit Feinerde mit *Artemisia rhodantha* oder *Hordeum turkestanicum*, bei leichter Verbrackung mit *Zygophyllum rosovii* oder *Acantholimon diapensioides*, in der alpinen Stufe mit *Ajania tibetica, Acantholimon hedini* oder *Oxytropis immersa*.

Bei wenig tiefliegender Permafrostgrenze gesellt sich zu allen diesen Artenkombinationen in einer höheren Schicht *Leymus dasystachys* dazu, bei stärkerer Frühlingsbefeuchtung *Carex duriusculiformis*. Weitere Arten sind *Stipa glareosa, Macrotomia euchroma, Crepis flexuosa, Poa litwinowiana, Potentilla moorcroftii, Smelovskia calycina, Dracocephalum heterophyllum, Ephedra regeliana*.

2) *Artemisia rhodantha*-Gesellschaften: Auf



Abb. 7.2.8: Wüstensteppe im östlichen Pamir (ca. 4000 m NN): *Stipa glareosa* und größere Zwergsträucher von *Ceratoides papposa* (Foto: I. A. Raikova).

sandigen Böden mit *Stipa orientalis* und *S. glareosa* oder mit *Ptilagrostis subsessiliflora*. Dazu kommen auch die oben genannten Arten und *Braya pamirica, Roegneria czimganica* u. a. (vgl. Wurzelprofile Abb. 7.2.5–7.2.7).

3) Weniger verbreitet sind Gesellschaften mit 2 anderen *Artemisia*-Arten oder mit *Xylanthemum pamiricum*.

4) Eine artenreichere Gesellschaft mit 50–60% Deckung ist die an Polsterpflanzen reiche mit: 2 *Artemisia leucotricha*, 1 *Sophiopsis annua*, 1 *Stipa orientalis*, + *S. turkestanica*, + *Poa relaxa*, + *Carex duriusculiformis*, + *Cousinia* sp., 1 *Astragalus* spp., 1 *Acantholimon pamiricum*, + *Lindelofia pterocarya*, + *Arenaria griffithii*, + *Lactuca tatarica*, + *Hedysarum cephalotes*.

Die alpinen Wüsten liegen in Höhen von 4300–4700 m NN.

Es herrschen auf den verschiedensten Böden *Ajania tibetica*-Gesellschaften vor (Deckung 3–10%) mit der steten *Parrya exscapa* (Cruc.) und *Oxytropis poncinsii, Braya pamirica, Pyrethrum pyrethroides, Hordeum turkestanicum* oder im oberen Teil der Stufe mit *Melandrium apetalum* und 2 *Rhodiola*-Arten.

2. Wüstensteppen, ärmer an Halbsträuchern

Den Übergang von den Wüsten bilden Steppen mit sehr geringer Deckung. Man kann unter diesen krautreiche Steppen und Grassteppen unterscheiden (Abb. 7.2.8).

Zu ersteren gehören a) die *Christolea pamirica*-Gesellschaften auf Moränen (3–10% Deckung) mit *Oxytropis chiliophylla* und *Stipa glareosa* oder auf Sand mit *Braya pamirica, Ajania tibetica* und *Oxytropis poncinsii* (insgesamt 13 Arten); b) die *Allium polyphyllum*-Gesellschaften in 3900–4500 m NN (oft sich über viele km erstreckend) mit *Ptilagrostis subsessiliflora* vergesellschaftet und dazu *Iris loczyi, Roegneria schugnanica, Oxytropis*-Arten und *Potentilla moorcroftii;* auf steinigen Böden in S-Exposition auch mit *Artemisia, Dracocephalum* und *Ajania tibetica*.

Die Grassteppen sind am besten auf Talsanden ausgebildet. Die Dominanten in der Reihenfolge der zunehmenden Hygrophilie sind *Sti-*

pa orientalis, S. glareosa und *Ptilagrostis subsessiliflora;* dazu gesellen sich *Ceratoides, Artemisia, Ajania* hinzu und andere bereits genannte Arten. Anzufügen wären noch *Halogeton*-Arten, *Echinopsilon divaricatus, Trigonella pamirica* u. a.

Echte subalpine Steppen mit 50% Deckung und unter 4200 m NN bleibend, sind die *Festuca sulcata*-Steppen: 3 *Festuca sulcata,* 1 *Hordeum turkestanicum,* + *Poa litwinowiana,* + *Puccinellia subspicata,* 1 *Potentilla pamiroalaica,* 2 *Saussurea leucophylla,* 1 *Oxytropis immersa,* 1 *Smelowskia calycina,* 1 *Potentilla moorcroftii,* + *Erysimum humillimum.*

Diese Steppen bevorzugen Nordhänge mit dunklen Kastanienerden. In den alpinen Steppen herrschen mit zunehmender Befeuchtung folgende Grasarten vor: *Poa litwinowiana, Festuca alaica, Poa relaxa.*

Die Begleiter sind wiederum die Arten, die wir für die alpine Stufe bereits nannten. Dazu kommen *Colpodium leucolepis, Pyrethrum, Androsace, Carex pseudofoetida* und bei besserer Schneebedeckung *Nepeta kokanica.*

Zu den Steppen gestellt werden auch bei höheren Niederschlägen die *Artemisia viridis* – Gesellschaften mit über 40% Deckung auf lehmigen Böden. Die begleitenden Arten sind ähnlich.

3. Polsterpflanzen-Gesellschaften

Diese alpinen Gesellschaften haben eine Dekkung von 30–40%.

Es herrschen mit zunehmender Feuchtigkeit folgende Arten vor:

Acantholimon diapensioides (Schuttböden), *Saussurea sorocephala* (Sand), *Oxytropis poncinsii* (Sand), *O. tianschanica* (Sand), *Potentilla pamiroalaica, P. pamirica, Oxytropis immersa* (Schutt), *Sibbaldia tetrandra.* In die nivale Stufe gehen nur *Saussurea, Oxytropis immersa* und *Sibbaldia* hinauf.

Ähnliche Polsterpflanzen-Gesellschaften kennt man auch aus dem Zentralen Tyen Shan und aus dem Kaukasus.

Zwischen den Polstern und oft auf den Polstern selbst wachsen *Ceratoides, Stipa glareosa, Carex* spp., *Pedicularis cheilanthifolia, Polygonum molliiforme* oder *P. mezianum, Ajania, Elymus, Allium, Iris, Braya, Roegneria, Smelowskia, Macrotomia* u. a.

Bei größerer Feuchtigkeit findet man in 4200 m (Deckung 35–40%): 3 *Sibbaldia tetrandra,* 2 *Kobresia stenocarpa,* 1 *Saxifraga hirculus,* + *Leontopodium ochroleucum,* + *Potentilla pamiroalaica,* 2 *Primula nivalis,* + *Erigeron heterochaeta,* + *Puccinellia subspicata,* + *Alopecurus mucronatus.*

4. Alpine Wiesen

Sie fehlen in der unteren Stufe fast ganz, in der oberen sind nur kleine Flächen längs der Bäche oder in Senken vorhanden. Schneetälchen kennt man nicht. Hohes Grundwasser ist im ariden Pamir mit Verbrackung verknüpft, was sich auf die Wiesenvegetation auswirkt.

Als Dominanten auf folgenden Biotopen lassen sich unterscheiden:

1. Geringe Bodenfeuchtigkeit:

Mäßig verbrackt – *Carex duriusculiformis.*

Stark verbrackt – *Leymus dasystachys* oder *Hordeum turkestanicum.*

2. Mäßig feuchte Wiesen:

Nicht verbrackt – *Kobresia stenocarpa, Swertia marginata, Kobresia capilliformis* oder *Calamagrostis anthoxanthoides.*

An fließendem, kaum salzhaltigem Wasser – *Carex pseudofoetida, Kobresia pamiroalaica, Polygonum viviparum.*

Leicht verbracktes Grundwasser – *Puccinellia haeckeliana, P. pamirica.*

3. Nasse Wiesen:

Durch tauenden Schnee – *Carex melanantha* und *Primula nivalis.*

An fließendem schwachsalzigem Wasser – *Carex orbicularis.*

Schwach salziges Grundwasser – *Carex parva.*

Auf verbracktem Boden kommen Halophyten wie *Glaux maritima* und *Triglochin maritimum* vor (es dominieren *Carex pseudofoetida* und *Hordeum turkestanicum*), außerdem noch *Poa tibetica, Taraxacum dissectum* und *Geranium collinum.*

Dagegen findet man bei Vernässung durch tauenden Schnee bei 100% Deckung neben *Carex melanantha* und *Primula nivalis* auch *Cerastium cerastioides, Saxifraga hirculus, Leontopodium ochroleucum, Trisetum spicatum, Thalictrum alpinum, Swertia, Gentiana* u. a.

Biologisch-Ökologische Untersuchungen im Pamir

Zunächst sollen einige Listen einen Eindruck von der Vegetation in der Umgebung der Biologischen Station bei Murgab in 3864 m NN vermitteln. Den größten Teil des Gebietes nehmen die Wüsten ein, in denen folgende Arten vorkommen (Tab. 7.5).

Tab. 7.5: Einige wichtige Pflanzenarten in der Nähe der Pamir-Station

untere Wüsten (3860 m NN)	obere Wüsten (4700 m NN)
Ceratoides papposa (Abb. 7.2.12)	*Ajania tibetica*
Artemisia rhodantha	*Oxytropis poncinsii*
Artemisia pamirica	*Oxytropis immersa*
Artemisia macrocephala	*Pyrethrum pyrethroides*
Stipa glareosa	*Dracocephalum paulsenii*
Zygophyllum rosovii	*Hedysarum cephalotes*
Christolea crassifolia	*Smelowskia calycina*
Oxytropis chiliophylla	*Braya pamirica*
Potentilla pamirolaica	*Parrya exscapa*
Potentilla moorcroftii	*Acantholimon hedinii*
Astragalus borodinii u. a.	*Saussurea glacialis* u. a.

An etwas weniger trockenen Standorten findet man Steppen, in denen neben *Poa litwinowiana* und *P. relaxa* noch *Dracocephalum heterophyllum, Allium polyphyllum, Iris loczyi, Lindelofia pterocarya* und *Christolea pamirica* vorkommen.

In den Tälern an Bächen, deren Wasserführung im August stark abnimmt, breiten sich Wiesen aus mit *Leymus dasystachys, Elymus nutans, Puccinellia (Atropis) hackeliana, Hordeum turkestanicum, Poa pamirica, P. tibetica, Carex duriusculiformis, C. melanantha* u. a., *Kobresia capillifolia, Polygonum viviparum, Gentiana karelinii, Swertia marginata, Ranunculus* spp., *Clematis tangutica, Pedicularis ludwigii* und viele andere.

Schließlich seien noch die Schneebodenpflanzen genannt, die auf stets gut durchfeuchteten Standorten wachsen. Es sind *Primula nivalis, Androsace akbaitalense, Ranunculus rufosepalus, Thalictrum alpinum, Waldheimia glabra, Rheum reticulatum, Rhodiola pamiroalaica, Oxygraphis humifusa (= Ranunculus glacialis), Braya pamirica, Parrya exscapa, Smelowskia calycina, Hymenolaena nana* u. a.

Diese Listen zeigen, daß wir es nicht mit einer eigentlichen Wüstenflora zu tun haben. *Zu alpinen Elementen gesellen sich Steppenelemente,* und nur an den trockensten Standorten findet man Vertreter der Halbwüsten, wie die xeromorphe *Artemisia rhodantha* und die Chenopodiacee *Ceratoides papposa* mit *Nitraria schoberi* und *Sympegma regelii.* Die beiden letzten sind halophil, denn die potent. osmotischen Werte dieser Arten liegen bei 33 bis 48 bar und die maximalen bei 42–58 bar. Obgleich die Niederschläge äußerst gering sind, wird die Trockenheit doch durch die tiefen Temperaturen und damit geringe Verdunstung und durch die Befeuchtung des Bodens durch tauenden Schnee in der ersten Hälfte des Sommers gemildert.

a) Biologie der Pamirpflanzen

Die Biologie der wichtigsten am Aufbau der Vegetation beteiligten Arten (Ädifikatoren) *Ceratoides papposa* und *Artemisia rhodantha* wurde genau untersucht (SVESHNIKOVA 1962, STESHENKO et al. 1969). Die erste Art ist in den Trockengebieten Asiens und Europas zu finden, selbst im äußersten Norden von Afrika; das Areal reicht von der Iberischen Halbinsel bis zum Sayan-Gebirge in Sibirien und von N-Kazakhstan bis Tibet. Eine nah verwandte Art *(Ceratoides lanata)* kommt in Nordamerika (Utah, Wyoming, Nevada) vor. In Pamir findet man *Ceratoides* von 1800–4500 m NN, während sie in Kazakhstan bis zum Meeresspiegel hinuntergeht.

Die von *Ceratoides* beherrschten Gesellschaften umfassen 35 Arten, von denen 15 Co-Dominanten sein können, wie *Artemisia rhodantha, Stipa glareosa, Acantholimon diapensioides, Xylanthemum pamiricum* u. a. In einem Bestand kommen gleichzeitig meist nur 2–12 Arten vor; die Deckung ist meist 10–12% (5–40%). Die Gesellschaft ist 2schichtig; obere Schicht 15–20 cm, untere 1–3 cm (Polsterpflanzen). Die jährliche Produktion ist 0,02–0,03 t · ha^{-1}.

Artemisia rhodantha ist ein zentralasiatisches Element: im Pamir bei 3600–4200 m NN, im Alai bei 2800–3300 m NN und im Tyen Shan auf den Hochflächen (Syrten) bei 2500 m NN. In Pamir bevorzugt diese Art lehmige Steinböden der unteren sanften Hänge oder der trockenen Tal- sowie See-Biotope. In den von ihr beherrschten Gesellschaften (Artemisieta) kommen 50 Arten vor, 23 davon als Co-Dominanten: *Ceratoides, Stipa orientalis, S. glareosa, Hordeum turkestanicum, Acantholimon diapensioides* u. a. Die Deckung beträgt 7–50%, die Zahl der Arten im Bestand 5–15 (20). Eine Schichtung ist nur zu bemerken, wenn Polsterpflanzen vorhanden sind. Die jährliche Produktion beträgt 0,04–0,48 t · ha^{-1}.

Die Samen beider Arten keimen nach maximaler Quellung in 3–15 Tagen zu 90–100% aus. Bis zum Herbst erreichen die Keimpflanzen eine Höhe von 2–3 cm, die Wurzel dagegen wächst 15–20mal rascher in die Tiefe. Im Winter gehen die meisten jungen Pflanzen zu Grunde. Die

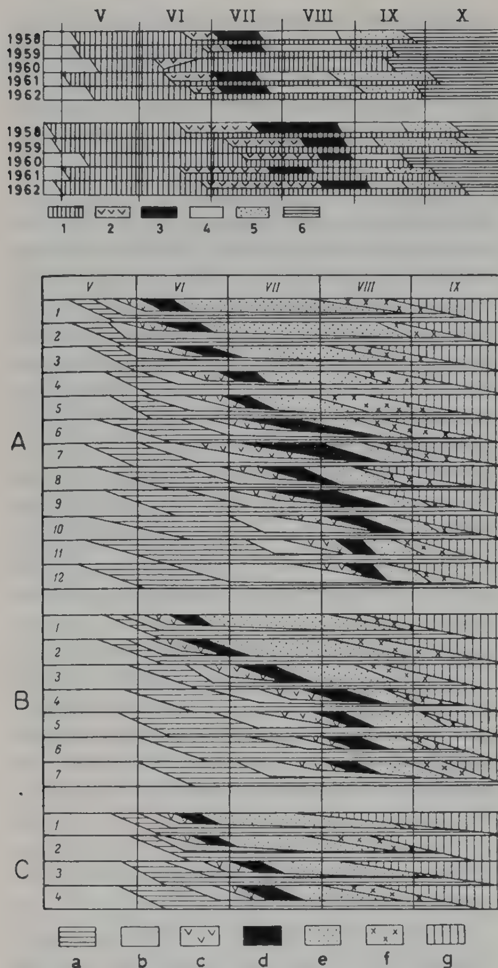


Abb. 7.2.9: Phänologische Spektra: Oben – *Ceratoides papposa* und unten – *Artemisia rhodantha* in den Jahren 1958–1962. 1 vegetatives Wachstum, 2 Blütenknospen, 3 Blüte, 4 Fruchten, 5 Samenausbreitung, 6 Beginn der Winterruhe (nach Steshenko et al. 1969).

Abb. 7.2.10: Phänospektren von Hochgebirgsweiden in 3800–4060 m NN (nach Ladygina und Litvinova, 1974): a = vegetatives Wachstum, b = Bildung der Blütenstände, c = Bildung der Blütenknospen, d = Blütezeit, e = Fruchtbildung, f = Samenverbreitung, g = Austrocknung. V–IX: die Monate Mai bis September. A–C: die Arten von drei Biogeozönosen: A = *Kobresia capilliformis* + *Hordeum brevisubulatum-Oxytropis hirsutiuscula* (3900 m): 1 *Kobresia capilliformis*, 2 *K. stenocarpa*, 3 *Carex alexeenkoana*, 4 *Braya rosea*, 5 *Taraxacum officinale*, 6 *Oxytropis pagobia*, 7 *Potentilla multifida*, 8 *Hymenolaena nana*, 9 *Oxytropis hirsutiuscula*, 10 *Parnassia laxmannii*, 11 *Gentianella pygmaea*, 12 *Hordeum brevisubulatum*. B = *Carex pseudo-foetida-Puccinellia tenuiflora*-Herbosae (4060 m): 1 *Kobresia capilliformis*, 2 *Carex pseudo-foetida*, 3 *Taraxacum pamiricum*, 4 *Oxytropis hirsutiuscula*, 5 *Poa pamirica*, 6 *Gentiana leucomelaena*, 7 *Puccinellia tenuiflora*. C = *Carex orbicularis* + *Polygonum viviparum* (4060 m): 1 *Carex orbicularis*, 2 *C. microglochin*, 3 *Kobresia stenocarpa*, 4 *Polygonum viviparum*.

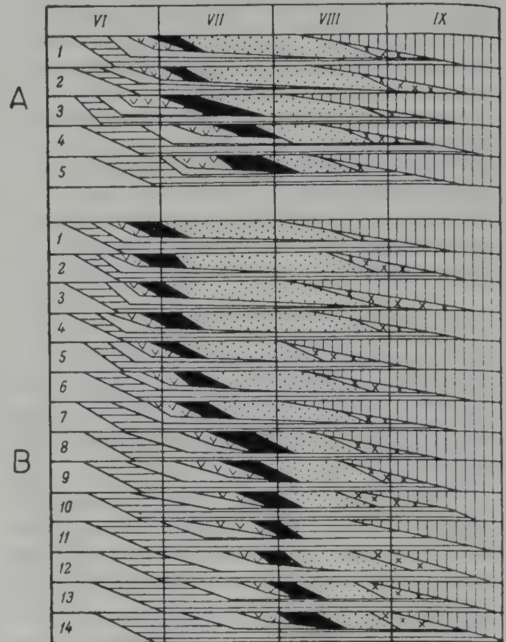


Abb. 7.2.11: Phänospektren von Hochgebirgsweiden in 4350 m NN (Legende wie bei Abb. 7.2.10). A–B: die Arten von zwei Biogeozönosen: A = *Kobresia capilliformis*-Herbosae (4350 m): 1 *Kobresia capilliformis*, 2 *Carex melanantha*, 3 *Primula algida*, 4 *Erigeron heterochaeta*, 5 *Pedicularis rhinanthoides*. B = *Carex pseudo-foetida* + *Carex orbicularis*-Herbosae (4350 m): 1 *Kobresia capilliformis*, 2 *Carex pseudo-foetida*, 3 *Carex orbicularis*, 4 *C. melanantha*, 5 *C. microglochin*, 6 *C. oxyleuca*, 7 *Kobresia pamiroalaica*, 8 *Oxytropis platysema*, 9 *Potentilla multifida*, 10 *Leontopodium ochroleucum*, 11 *Calamagrostis anthoxanthoides*, 12 *Trisetum spicatum*, 13 *Festuca coelestis*, 14 *Oxytropis hirsutiuscula*.

phänologischen Spektren beider Arten gibt Abb. 7.2.9 wieder, die von verschiedenen Hochgebirgsarten Abb. 7.2.10 und 7.2.11.

Sehr merkwürdig ist die seitliche Verzweigung an der Sproßbasis, das Absterben im Zentrum und die Aufspaltung der älteren Sproßbasen (Partikulisation), wie es die Abb. 7.2.12 für *Ceratoides* zeigt. Bei *Artemisia* verlängern sich



Abb. 7.2.12: Entwicklung der *Ceratoides papposa* (nach STESHENKO 1956). Von links nach rechts: 1jährig, 2jährig, 3–5jährig, 8–12jährig und über 100 Jahre alt. Es wurde ein Alter von 250–300 Jahren festgestellt, das noch nicht das Maximum sein dürfte.

die verholzenden Teile jährlich um 2–3 cm, die generativen Triebe sterben dagegen bis zur Basis ab, die Aufspaltung ist nicht so auffallend. Das Wurzelsystem ist stark ausgebildet; von der bis 1–1,5 m tiefen Hauptwurzel gehen in 10–15 cm Tiefe zahlreiche 1,5–2 m lange, horizontale Seitenwurzeln ab. Das Gewicht der oberirdischen Teile verhält sich zu dem der unterirdischen bei *Ceratoides* wie 1 : 10, bei *Artemisia* wie 1 : 15 (20). Je nach den Umweltbedingungen verändert sich der Habitus der Pflanzen sehr stark: Während *Ceratoides* in niedrigen Höhenlagen 85–150 cm hoch wird, bildet die Art an der oberen Verbreitungsgrenze nur 8–10 cm hohe polsterartige Pflänzchen, die schwach fruchten. Sie werden sehr alt (maximal 200–300 Jahre), während sie unter günstigen Bedingungen nach 15–30 Jahren schon eingehen. Dasselbe gilt für *Artemisia*: Bei Aussaat in Taschkent blieben die Pflanzen nur 3–4 Jahre am Leben. Im Hochgebirge dagegen 100 Jahre.

Die Frostresistenz der jungen Blätter beträgt bei *Ceratoides* – 13 °C, bei den alten – 16 °C, entsprechend für *Artemisia* – 20 und – 25 °C.

Beide Arten sind sehr wichtige Futterpflanzen mit hohem Eiweißgehalt. Der Rohproteingehalt der jungen Blätter von *Ceratoides* erreicht beim Austreiben 30,2% und nimmt gegen Ende der Vegetationszeit auf 18,8% ab, aber selbst die toten Blätter im Winter enthalten noch 9,7% Rohprotein.

Die Vegetationszeit im Pamir-Gebiet beginnt schon im Mai; trotzdem ist der Jahreszuwachs an trockenen Standorten äußerst gering, bei Polsterpflanzen höchstens einige Millimeter. Daraus ergeben sich die vorwiegenden Lebensformen: Zwergsträucher, Polsterpflanzen und kleine Rosetten. Es dauert sehr lange, bis die Pflanzen zur Blüte gelangen (ZALENSKI und STESHENKO 1957). Bei *Ceratoides* 25 Jahre, bei *Stipa glareosa* und *Acantholimon diapensioides* 15 Jahre, bei *Kobresia pamiroalaica* und *Carex orbicularis* bis 8 Jahre. Im Gegensatz dazu kommen auf den alpinen Wiesen *Trisetum spicatum* und *Puccinellia pamirica* schon in einem Jahre zur Blüte und *Blysmus compressus* sowie *Astragalus heterodontus* u. a. in 3 bis 4 Jahren. Dafür erreichen die Hauptarten der Wüsten, Steppen und Polsterbestände aber auch ein Alter von 100–300 Jahren oder sogar wie *Acantholimon* von anscheinend 1000 Jahren. Die alpinen Wiesenarten wie *Puccinellia, Primula algida, Swertia marginata* werden dagegen nur 10–15 Jahre alt.

Es sei noch kurz auf eine vergleichende ökologische Untersuchung der interessanten auch im Pamir-Alai-Gebiet verbreiteten iranischen Gattung *Cousinia* (Compos.) hingewiesen (KUPREVITSCH et al. 1949, GRIGORYEV 1955): *Cousinia* ist nahe verwandt mit der Klette *(Arctium)*; an letztere erinnern die mesomorphen *C. umbrosa* und *C. pulchella*. Sonst ist die Gattung dadurch bemerkenswert, daß sie alle Übergänge von diesen mesomorphen Arten bis zu extremen Polsterpflanzen aufweist. Wir können in Zentralasien unterscheiden: 1. Arten mit großen weichen Blättern, die mehr im Baumschatten der mittleren Gebirgslagen wachsen; 2. andere Arten mit stachligen Blättern, die den Übergang bilden zu der 3. Gruppe, den Igelpolsterpflanzen der Hochgebirgslagen, wie *C. splendida, C. fedtschenkoana* und *C. macilenta;* 4. Arten mit weißwolligem Überzug am ganzen Sproß in der alpinen Stufe, wie *C. chionophila*. Letztere

erreicht im afghanischen Pamir und Hindukusch Höhenlagen bis fast 5000 m.

Die Arten der Gruppe 1 zeichnen sich durch eine hohe Transpirationsintensität, hohen Wassergehalt, hohes osmotisches Potential und niedrige Wasserdefizite aus. Mit Beginn der Dürre verdorren ihre Blätter. Die dritte Gruppe besitzt im Gegensatz dazu eine schwache Transpiration, einen niedrigen Wassergehalt der Blätter und ein niedriges osmotisches Potential. Die Wasserdefizite können sehr hohe Werte erreichen. Mit Beginn der Dürre wird der Wasserumsatz stark eingeschränkt, so daß die Pflanzen die Dürrezeit im aktiven Zustand überdauern. Die zu dieser Gruppe gehörenden Arten weisen entweder eine Umwandlung fast der gesamten Blattfläche in Dornen auf, oder die stachligen Blätter sind dicht behaart. Diese igelpolsterähnlichen Pflanzen besitzen eine sehr tiefgehende Pfahlwurzel.

Die zweite Gruppe nimmt in ökologischer Hinsicht eine Zwischenstellung ein. Ihre Transpiration ist im Frühjahr sehr intensiv, wird aber dann eingeschränkt, wobei das osmotische Potential absinkt und die Wasserdefizite ansteigen. Die Arten wachsen an sonnigen Standorten und halten die Dürre eine gewisse Zeit aus, ziehen dann aber ein. Somit ist die Anpassung an die Dürre bei dieser Sippe vor allen Dingen morphologisch-anatomischer Natur: Sie besteht in einer zunehmenden Reduktion der Blattfläche und einer immer stärkeren Entwicklung des Wurzelsystems, wodurch es den Pflanzen ermöglicht wird, ihre Wasserbilanz selbst unter extremen Bedingungen durch Verringerung des Wasserumsatzes aufrechtzuerhalten.

b) Wasserhaushalt der Pamirvegetation

Für die Wasserführung der Böden spielen die Winterniederschläge praktisch keine Rolle. Der Schnee fällt auf schon gefrorenen Boden und wird leicht abgeblasen, oder er verdunstet meist wieder. Deshalb kommt es zu keiner geschlossenen Schneedecke. Nur dort, wo der Schnee zusammengeweht wird, kann die Schneedecke einige Dezimeter betragen. Noch vor Einsetzen des Tauwetters nimmt auch diese durch Verdunstung an Mächtigkeit ab. Bei der Schneeschmelze, die im März beginnt, kommt das Wasser mit dem kalten Boden in Berührung, so daß es in der obersten Bodenschicht sofort gefriert und den Boden undurchlässig macht. Das Schmelzwasser fließt deshalb zum größten Teil ab oder dringt nur an den Stellen, wo der Boden früh auftaut, tiefer ein. Der nur oberflächlich befeuchtete Boden trocknet im Frühjahr bald wieder aus. Daher treiben die Pflanzen nur langsam aus. Erst wenn ein Sommerregen fällt, wird die Wasserversorgung der Pflanzen besser. Eine Besonderheit der Böden ist eine gewisse Wasserzufuhr von unten, infolge der Wasserkondensation in den im Winter stark abgekühlten Bodenschichten. Auf Abb. 7.2.13 kann man deutlich sehen, wie im Herbst und insbesondere im November bis Dezember der Wassergehalt des Schuttbodens in 1 m Tiefe ansteigt, wobei dieser Anstieg sich mehr oder weniger weit nach oben fortsetzt, aber gegen das Frühjahr hin wieder

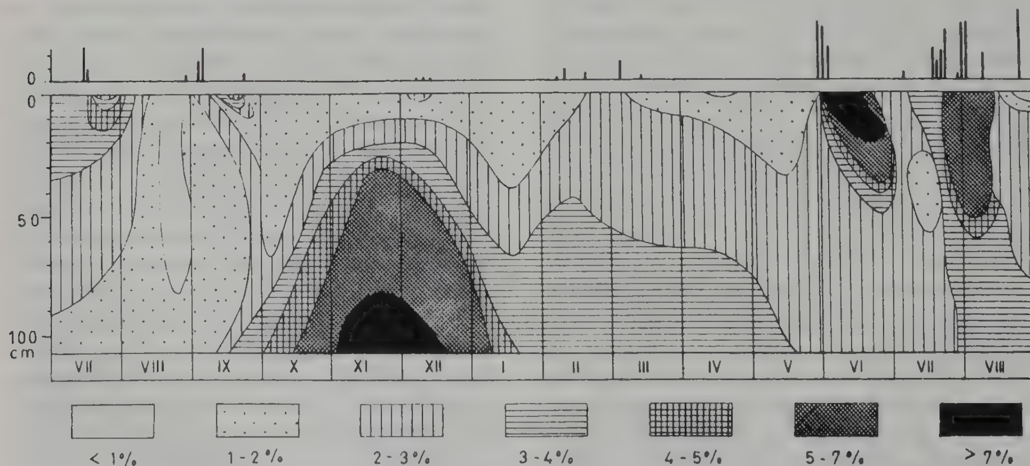


Abb. 7.2.13: Änderungen des Bodenwassergehalts in der Kältewüste Pamirs (nach SVESHNIKOVA, aus WALTER 1968). Nähere Erläuterungen im Text. Oben = Tagesniederschläge (1 Teilstrich = 1 mm).

abfällt. Schaut man sich die Bodentemperaturen an, so erkennt man, daß die Kondensation dann eintritt, wenn die Temperatur bis zu 1 m Tiefe unter Null gesunken ist, darunter jedoch über 0 °C liegt. Es muß sich also um eine Art Reifbildung in dem lockeren Schuttboden handeln. Wenn im Januar oder Februar auch die tieferen Schichten bis etwa 4 m gefrieren, dann geht der Wassergehalt in 1 m Tiefe wieder zurück. Für die Pflanzen dürfte diese Kondensation nur von geringer Bedeutung sein; denn im Winter sind die Wurzeln nicht aktiv. Man muß auch bedenken, daß auf der Abb. 7.2.13 Wassergehaltsunterschiede des Bodens von 1% wiedergegeben werden, die bei der großen Heterogenität von Schuttböden z. T. sicher innerhalb der Streuung liegen. Im Sommer werden im Gegensatz dazu die obersten Schichten am stärksten durchfeuchtet, in diesem Falle aber durch den Regen. Sie trocknen jedoch bald wieder durch Verdunstung von der Oberfläche wie auch durch die Wasseraufnahme der Wurzeln aus. Meist ist der Wassergehalt des Bodens nur 2–3%, d. h. kaum über dem Welkepunkt, oft sogar darunter.

Sveshnikova beruft sich auf die Erfahrungen von Blagoveshchenskiy in der Sandwüste (vgl. p. 252) und mißt der Wasserkondensation im Boden eine sehr große ökologische Bedeutung zu. Bei den sehr starken Tagesschwankungen der Temperatur in den oberen Bodenschichten kann infolge der Hygroskopizität des Bodens nachts Wasser aufgenommen werden. Quantitativ handelt es sich aber dabei um Wassermengen, die Bruchteilen eines Millimeters Niederschlag entsprechen. Sveshnikova vermutet aber, daß die Pflanzen diese Wassermengen sofort aufnehmen; sie multipliziert deshalb die Tageswerte mit der Zahl der Tage der Vegetationszeit und kommt zu einem Betrag von 35 mm, was 30% des Jahresniederschlages entsprechen würde. Viel wahrscheinlicher ist es jedoch, daß die nachts vom Boden aufgenommene geringe Wassermenge am Tage wieder verdunstet. Denn die Luftfeuchtigkeit beträgt über der Bodenoberfläche mittags 5%, bei Sonnenaufgang ist sie nur nach Regentagen 100%, in Dürreperioden dagegen etwa 50%, so daß keine Taubildung eintritt. Für die Wasserversorgung der Pflanzen dürften diese Wassergehaltsschwankungen der obersten Bodenschichten ohne Bedeutung sein. Dasselbe gilt auch für die Kondensationen in den tieferen Schichten des Bodens, die als solche bei größerer Trockenheit des Bodens zwar nachweisbar sind (im Mittel 0,16 mm pro Tag), von denen man jedoch nicht sagen kann, ob sie von den Wurzeln in den Wintermonaten ausgenutzt werden.

Im allgemeinen ist die Wasserführung der skelettreichen Böden infolge der geringen Wasserkapazität und der Unregelmäßigkeit der Regenfälle sehr ungleichmäßig. Immerhin beträgt der Wasservorrat im Boden in der oberen, 1 m mächtigen Schicht unter der Wüstenvegetation je nach den Niederschlägen der einzelnen Jahre 24–104 mm. In den Jahren 1940–1945 und 1950–1955 war der Wassergehalt während der Vegetationszeit maximal 53–55 mm und minimal 28–30 mm, d. h. an ausnutzbarem Wasser waren schätzungsweise vorhanden: maximal etwa 26 mm und minimal etwa 5 mm. Das ist sehr wenig, wenn man bedenkt, daß der Wasservorrat im oberen Meter des Bodens in der Waldzone 500 mm erreicht und selbst noch in den südlichen Steppen 120–70 mm beträgt.

Sehr genaue Untersuchungen liegen von den Wurzelsystemen der Pamir-Pflanzen vor (Abb. 7.2.4–7.2.7). Von 33 Arten wurden insgesamt 310 Wurzelprofile nach der Grabenmethode vermessen. Die meisten Wurzeln findet man in einer Tiefe von 0–40 cm. Diese Bodenschicht besitzt etwa 3 Monate im Sommer eine Temperatur von über 10 °C. Allerdings kann sie zeitweise ganz austrocknen, wie überhaupt die Schwankungen des Bodenwassergehalts in den oberen Schichten sehr groß sind, während die tieferen Schichten bis zu 180 cm eine gleichmäßige Feuchtigkeit aufweisen. Dafür sind sie aber kälter. Im allgemeinen sind die unterirdischen Teile im Vergleich zu den oberirdischen mächtig entwickelt, wie es bei ausdauernden Pflanzen der Trockengebiete immer der Fall ist.

Die Tiefe des Wurzelsystems kann 25–45mal größer sein als die Höhe der Sprosse, die Trokkenmasse 10–12mal größer, und der durchwurzelte Raum übersteigt den von dem Sproßsystem eingenommenen Raum sogar um das 500–800fache (Tabelle 7.6).

Bei *Stipa glareosa* reichen die Wurzeln nur 50–80 cm in die Tiefe. Die Wiesenpflanzen auf feuchten Böden wurzeln flach (20–60 cm).

Der Wasserverbrauch der Pflanzen in der *Ceratoides-Artemisia*-Wüste wurde dadurch festgestellt, daß man den Wassergehalt des Bodens bis 1 m Tiefe auf Probeflächen bestimmte: 1. mit unveränderter Vegetation *(Ceratoides, Artemisia, Stipa)*; 2. auf solchen Flächen, von denen man alle Pflanzen entfernte, wobei der Boden offen blieb, und 3. auf Probeflächen, die man

Tab. 7.6: Die mittlere Ausdehnung des Wurzelsystems (in Klammer Maximalwerte) bei einzelnen Arten der Pamir-Wüste

	Horizontal	Vertikal
Ceratoides papposa	160–240 cm	120–140 (180) cm
Artemisia rhodantha	120–220 cm	50– 60 (120) cm
Zygophyllum rosovii	180–220 cm	90–120 cm
Christolea crassifolia	180–200 cm	100–120 cm

abdeckte, um die Verdunstung ganz zu verhindern. Auf einem Teil der Probeflächen wuchsen die Pflanzen kümmerlich. Auf diesen betrug die Evapotranspiration im Jahre 1950 während 45–50 Sommertagen etwa 4 mm. Auf den anderen Versuchsflächen waren die Pflanzen gut entwikkelt, der Boden war wasserreicher; die Verdunstung betrug dabei 35 mm, die Transpiration 16 mm. 1951 wurden je nach der Entwicklung der Pflanzen in demselben Zeitraum 4–35 mm transpiriert, im kalten Sommer 1952 dagegen nur 3–6 mm. Die Wasserentnahme durch die Wurzeln erfolgte aus dem Boden hauptsächlich in einer Tiefe von 20–50 cm, d. h. dort, wo die meisten Wurzeln vorhanden sind. In 1 m Tiefe blieb der Wassergehalt fast unverändert.

Diese Feststellungen zeigen, daß ungeachtet der großen Trockenheit *die Wasserversorgung der sehr spärlichen Vegetation gewährleistet wird.* Es ist deshalb nicht erstaunlich, daß der potentielle osmotische Druck, der von SVESHNIKOVA bei 113 Arten bestimmt wurde, nur an extremen Standorten hoch liegt. Die Proben wurden entnommen: 1. von Wüstenarten in 3860 m Höhe, 2. von Wüstenarten in 4300 m Höhe, 3. von Steppenarten und 4. von Pflanzen der nivalen Stufe in 4700 m Höhe. Die höchste Zellsaftkonzentration weisen die Arten der trockensten Standorte auf (Tabelle 7.7).

Tab. 7.7: Potentieller osmotischer Druck (– osmotisches Potential bei Wüstenpflanzen aus dem Pamir)

Osmotische Werte in atm	mittlere	höchste	tiefste
Stipa glareosa	34,7	37,7	23,6
Artemisia skorniakovii	32,5	54,3	19,5
Richteria pyrethroides	24,6	30,8	19,0
Potentilla pamiroalaica	26,9	41,6	20,9
Christolea crassifolia	22,5	43,7	15,0
Oxytropis chiliophylla	24,2	34,2	16,6
Astragalus chadjanensis	22,6	32,4	19,2
Zygophyllum rosovii	25,5	38,4	19,4

Bei weiteren Stichproben wurden selbst unter extremsten Bedingungen nur noch zweimal Werte über 30 bar erhalten.

Überblickt man alle gemessenen Werte (jeweils in bar), so läßt sich folgendes sagen:

Die tiefsten mittleren Werte weisen die Schneepflanzen auf mit	10,5–18,8
auf diese folgen die Wiesenpflanzen mit	12,3–22,9
an sie schließen sich die Vertreter der Steppen an mit	16,2–22,2
dann kommen die Arten der oberen Wüstenstufe mit	13,8–24,6
den Schluß bilden die Arten der unteren Wüstenstufe mit	17,1–34,7

Aber auch bei letzteren liegen die Werte bei guter Wasserversorgung wesentlich tiefer (9,4–23,6 bar). Im allgemeinen sind die Werte etwas höher als bei den Alpenpflanzen, bei denen 20 bar nicht erreicht werden.

Besonders auffallend sind die großen Tagesschwankungen des potentiellen osmotischen Druckes, die durch die starke Einstrahlung am Tage bei der sehr großen Höhe bedingt werden. Bei den Arten der trockeneren Standorte können sie 12 bis 14 bar betragen.

Bewässert man die Pflanzen am Standort, dann sinken die Tagesschwankungen auf nur noch 0,3–3,0 bar. Man sieht, daß diese Arten zu den hydrolabilen malakophyllen Arten gehören und eigentliche sklerophylle Arten nicht vorkommen. Es gibt auch keine immergrünen Arten. So fehlen z. B. die Ericaceen der Alpen und der Arktis ganz, ebenso *Dryas*. Dagegen kommt *Leontopodium ochroleucum (aff. alpinum)* vor. Es hat einen mittleren *potentiellen osmotischen Druck von 18,4 bar (Extreme 12,3 und 23,2 bar).* Sehr typisch sind auch die zahlreichen *Artemisia*-Arten, von denen *A. macrocephala* die tiefsten mittleren Werte mit 15,8 bar (8,7–21,6 bar) aufweist. Die Tagesschwankungen werden jedoch nicht, wie SVESHNIKOVA annimmt, durch Anhäufung von Assimilaten bedingt. Dafür sind

die gebildeten Zuckermengen viel zu gering. Der parallele Verlauf der Tageskurven vom osmotischen Druck und Zuckergehalt, auf den sie hinweist, ist selbstverständlich, wenn es sich nur um eine Eindickung des Zellsaftes infolge von Wasserdefiziten handelt. Die Zunahme der Zuckerkonzentration durch Anhäufung der Assimilate ist in bar ausgedrückt sehr gering.

Bei Arten mit sukkulenten Blättern oder wasserspeichernden Wurzeln sind die Tagesschwankungen auch im Pamirgebiet klein. Diese Arten sind hydrostabil, und der osmotische Druck bleibt ziemlich konstant und relativ niedrig. Er schwankt bei *Zygophyllum rosovii* zwischen 19 und 24 bar, bei *Christolea crassifolia* (Crucif.) sowie *Gypsophila capituliflora* zwischen 16 und 20 bar. Das gilt in noch höherem Maße für die Arten der alpinen Wiesen, die an dauernd feuchten Standorten wachsen. Ihr osmotischer Druck verändert sich während der ganzen Vegetationszeit kaum.

Im Laufe des Sommers steigt der potentielle osmotische Druck bei allen Arten an, insbesondere bei denen trockener Standorte. Im allgemeinen findet man die tiefsten Werte im Mai und die höchsten im August und September. Das widerspricht scheinbar den Wassergehaltsbestimmungen; denn für die Pamirpflanzen ist bezeichnend, daß der höchste Wassergehalt der Blätter im Sommer zu beobachten ist und das Minimum in das trockene Frühjahr fällt.

Es wurden folgende Extremwerte des Wassergehaltes in Prozent des Frischgewichtes unter natürlichen Bedingungen gemessen:

Wüstenpflanzen (trockener Standort)	
Ceratoides papposa	54,4–75,2%
Artemisia rhodantha	49,9–72,7%
Stipa glareosa	46,5–67,0%
Alpine Wiesenpflanzen (feuchte Standorte)	
Polygonum viviparum	73,4–82,5%
Potentilla multifida	71,0–78,0%
Hedysarum cephalotes	68,3–73,7%

Je nach dem Standort betragen die Tagesschwankungen des Wassergehalts 1,2–9,7%. Der geringste Wassergehalt wurde in den überwinternden Teilen der Pflanzen (Wurzeln, Erneuerungsknospen) in den Wintermonaten ermittelt.

Man muß bei den Angaben des Wassergehalts jedoch berücksichtigen, daß er selbst bei Berechnung in Prozent des Frischgewichts von der Trockensubstanzmasse und damit von dem Alter der Blätter abhängt. Da die Pamirpflanzen erst im Sommer austreiben, gelten die Sommerwerte für ganz junge Blätter mit dünnen Zellwänden und noch nicht voll ausgebildetem mechanischem Gewebe. Die osmotischen Werte dagegen werden durch die Menge der Wandsubstanz nicht beeinflußt.

Vergleicht man den potentiellen osmotischen Druck bei derselben Art an verschiedenen Standorten, so zeigt sich, wie immer, eine deutliche Abhängigkeit von der Bodenfeuchtigkeit. Je trockener der Standort ist, desto höher ist der potentielle osmotische Druck. Auch beim Vergleich von Arten derselben Gattung besitzen diejenigen trockener Standorte höhere Werte. Mit zunehmender Meereshöhe nehmen die osmotischen Werte bei denselben Arten zu, allerdings in sehr verschiedenem Maße. Ob dafür die mit der Höhe abnehmenden Temperaturen maßgebend sind oder eine größere Trockenheit der Standorte, ist nicht leicht zu entscheiden.

Überblickt man die Hydraturverhältnisse bei den Hochgebirgspflanzen Pamirs, so kann man sagen, daß sie mehr denen von Steppenpflanzen und nicht denen der Arten heißer Wüsten ähneln. Zwar ist die Trockenheit im Pamir sehr groß, aber die Dürrezeiten sind doch relativ kurz; denn der lange kalte Winter ist eine absolute Ruhezeit, und bei den tiefen Temperaturen nachts hört die Transpiration selbst im Sommer auf.

Es wurden auch Saugspannungsmessungen nach der Methode von Schardakov durchgeführt. Tyurina wollte sehr hohe negative Turgorwerte nachgewiesen haben, was bei malakophyllen Arten kaum möglich ist, die erhaltenen Werte sind sicher zu hoch.

Die Transpirationsuntersuchungen zeigten keine Besonderheiten. Die Stomata sind bei allen Pflanzen tagsüber geöffnet; die Tageskurve der Transpiration weist meist einen Gipfel um die Mittagszeit auf. Die absoluten Werte sind relativ hoch, jedoch gibt es, wie überall, schwach und stark transpirierende Arten. Die maximalen Werte der Transpiration entsprechen denen, die man in den gemäßigten Halbwüstengebieten Mittelasiens feststellte.

Wichtig ist der tägliche Wasserumsatz durch die Transpiration in Gramm pro Gramm Frischgewicht: Die höchsten Werte wurden bei *Polygonum viviparum* (22–34 g) gefunden und ähnlich hohe Werte auch bei anderen alpinen Wiesenpflanzen auf immerfeuchten Böden (23–31 g). Den geringsten Wasserumsatz weisen die Sukkulenten *Christolea* und *Zygophyllum* mit nur 3,4 bis 4,2 g auf. Die wichtigsten Wüstenar-

ten wie *Ceratoides papposa* und *Artemisia rhodantha* ergaben Werte bis zu 6,8 g, die jedoch bei künstlicher Bewässerung bis auf 16–20 g anstiegen. Es wird somit das in den Blättern enthaltene Wasser im Laufe eines Tages, z. T. sogar stündlich mehrmals umgesetzt. Die transpirierende Masse nimmt bei *Ceratoides* infolge des Wachstums im Laufe der Vegetationsperiode pro Pflanze von 3 g auf 10 g zu (bei Bewässerung bis auf 60 g); bei *Artemisia rhodantha* sind die entsprechenden Werte ähnlich (bei Bewässerung bis 33 g), bei *Stipa glareosa* dagegen viel geringer, und zwar von 0,8 g bis auf 2,5 g (bei Bewässerung bis fast 4 g).

Die Wasserabgabe einer Pflanze pro Tag steigt infolge der Zunahme der transpirierenden Masse und der höheren potentiellen Evaporation vom Mai bis Juli oder August im Mittel:

bei den Wüstenpflanzen		
Ceratoides papposa	von 2,5 g	auf 50 g
Artemisia rhodantha	von 12 g	auf 80 g
Stipa glareosa	von 0,6 g	auf 17 g
bei den sukkulenten Arten		
Christolea crassifolia	von 16 g	auf 75 g
Zygophyllum rosovii	von 2,5 g	auf 45
bei den Wiesenpflanzen		
Artemisia pamirica	von 23 g	auf 320 g
Potentilla multifida	von 12 g	auf 140 g

Man sieht, daß die sukkulenten Arten infolge ihrer großen Frischgewichtsmasse ungeachtet der geringen Transpirationsintensität (pro g FG) ebensoviel Wasser verbrauchen wie die Wüstenarten; werden letztere bewässert, so daß sie sich üppig entwickeln, so steigt der Wasserverbrauch pro Pflanze auf über 300 g pro Tag, d. h. es werden die Werte der gut mit Wasser versorgten alpinen Wiesenpflanzen noch übertroffen. Berücksichtigt man die Zahl der Exemplare der jeweiligen Arten auf einer bestimmten Fläche, so kann man den Wasserverbrauch der Wüstengesellschaften auf den Schutt-Schwemmfächern pro Jahr in Millimeter berechnen.

Er schwankte in den Jahren 1949–1952

im oberen Teil des Schwemmfächers zwischen	13 und 26 mm
im trockenen mittleren Teil zwischen	7 und 14 mm
im feuchten unteren Teil zwischen	20 und 30 mm
bei künstlicher Bewässerung betrug der Wasserverbrauch	220 (max. 325) mm

An diesen Wasserverlusten waren *Artemisia* mit 45–70%, *Ceratoides* mit 20–30%, *Stipa* mit 5–10%, *Christolea* mit 5–8% und *Zygophyllum* mit 2–3% beteiligt.

Wenn man die großen Versuchsfehler bei der Berechnung des gesamten Wasserumsatzes berücksichtigt, so kann man sagen, daß die hier genannten Zahlen mit denen auf Grund der Wassergehaltsabnahme des Bodens (für 45–50 Tage) erhaltenen gut übereinstimmen.

SVESHNIKOVA stellt folgende Jahresbilanz des Wasserumsatzes auf:

Wasserzufuhr:	Niederschläge im Mittel	102 mm
Wasserverluste:	Verdunstung von der Bodenoberfläche	120 mm
	Abgabe durch Transpiration	21 mm
	Insgesamt:	141 mm

Das Defizit wird als Beweis dafür gehalten, daß eine weitere Zufuhr durch Kondensation im Boden in Höhe von 39 mm pro Jahr und außerdem noch eine solche an der Bodenoberfläche erfolgt. Es scheint uns jedoch, daß die Werte viel zu wenig gesichert sind, um eine genaue Bilanzrechnung durchzuführen. Ebensogut könnten die Verdunstung von der Bodenoberfläche nur 80 mm oder der Niederschlag auf der Versuchsfläche 140 mm betragen. Dann wäre die Bilanz ausgeglichen. Zudem muß ja das im Boden kondensierte Wasser letzten Endes auch aus den Niederschlägen stammen, denn das Grundwasser oder ein lokaler Stauwasserhorizont werden auch durch die Niederschläge gespeist. Das Defizit könnte aber auch durch die Niederschläge besonders regenreicher Jahre gedeckt werden, die tiefer in den Boden eindringen und dort durch viele Jahre hindurch gespeichert bleiben, wie es in vielen Wüsten festgestellt wurde.

Die Arbeiten über den Wasserhaushalt der Pamirpflanzen (SVESHNIKOVA 1962) wurden nun auch in englischer Sprache zusammengefaßt (SVESHNIKOVA 1973), wobei betont wird, daß die einzelnen ökologischen Typen auf verschiedene Weise ihren Wasserhaushalt regulieren, um sich an den Wassermangel in dieser Hochgebirgswüste anzupassen. Diese Arbeiten von SVESHNIKOVA wurden in den letzten Jahren von ISMAILOVA (1963, 1965, 1972, 1974; vgl. auch LITVINOVA et al. 1968) fortgesetzt, wobei sie sich ebenfalls nicht darauf beschränkte, die Transpirationsintensität in g pro g Frischgewicht zu bestimmen,

sondern auch die Wasserabgabe der verschiedenen Gesellschaften zu berechnen.

Der Vergleich der Transpirationsintensität in verschiedenen Höhenlagen Pamirs (3860–4760 m NN) ergab, daß die gleichen Arten unter sonst gleichen Bedingungen mit zunehmender Höhe weniger transpirieren, was mit den abnehmenden Temperaturen und geringerer Dampfspannung in der bodennahen Luftschicht und im Wurzelraum zusammenhängt. Dieses Absinken der Transpirationsintensität ist bei Pflanzenarten feuchter Standorte auffallender als bei denen trockener Biotope.

Besonders intensiv wurde der Wasserhaushalt der Dominanten (Arten von den einzelnen Gesellschaften, wie *Ceratoides papposa, Artemisia rhodantha, Stipa glareosa* und *Acantholimon diapensioides*), untersucht. Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle (aus ISMAILOVA und LITVINOVA 1972) zusammengefaßt:

Tab. 7.8: Wasserverluste von je 10 mittelgroßen Pflanzen

	$g \cdot d^{-1}$	während der Vegetationszeit
Ceratoides papposa	17–90	2,5–13,5 Liter
Artemisia rhodantha	14–37	2 – 6 Liter
Stipa glareosa	6–21	0,8– 3 Liter
Acantholimon diapensioides	130–394	13 –40 Liter

Bei *Ceratoides* entfallen 84–91% des Gesamtgewichts auf die unterirdische Phytomasse, der Anteil der transpirierenden und assimilierenden Organe ist verschwindend gering. Dadurch hat die Pflanze die Möglichkeit, mit wenig Wasser auszukommen, wächst aber dafür sehr langsam und wird sehr alt. Sie gehört zur Gruppe der relativ stenohydren Xerophyten. *Artemisia* dagegen muß man zu den malakophyllen Xerophyten rechnen (potent. osmot. Druck bis 54 bar). Diese Art bevorzugt lehmige Böden, auf denen die Einzelpflanzen größere Dimensionen erreichen; in Dürreperioden wird die transpirierende Fläche und auch die Transpirationsintensität reduziert. *Stipa glareosa* ist ein xeromorphes Gras, das mehr zu den Steppen-Arten tendiert. Es kann intensiver transpirieren als die anderen Pflanzen auf günstigeren sandigen Böden. Die Igelpolsterart *Acantholimon* schließlich weist infolge der größeren grünen Fläche die größte Wasserabgabe auf. Das Pfahlwurzelsystem ist stark ausgebildet, der Zuwachs der Polster ist mit 1 mm pro Jahr sehr gering. Sie reichern in ihrem äußerst dichten Zweigsystem 35–41% der gesamten Phytomasse an. Die Grenze zwischen ober- und unterirdischer Phytomasse ist oft unscharf.

Nachdem für die einzelnen Arten die Wasserabgabe von Individuen verschiedener Größe während der ganzen Vegetationszeit festgestellt worden war, konnte der Wasserverbrauch der einzelnen Gesellschaften ungefähr berechnet werden. Die neuen Ergebnisse sind in der Tabelle 7.9 (ISMAILOVA 1974) zusammengefaßt und bestätigen das bereits gesagte.

Man erkennt, daß ungeachtet der relativ hohen Tagestranspirationsintensität (s. Tabelle) infolge der sehr geringen Deckung der gesamte Wasserverbrauch der Biogeozöne ausgedrückt in mm so klein ist, daß er durch die sehr geringen Niederschläge gedeckt werden kann. Die Polsterpflanzen wachsen in der Nähe von Wasserläufen und erhalten zusätzliches Wasser aus diesen.

Der Wassergehalt des Bodens in dem oberen 1 m übersteigt in der Wüste 3–7% nicht, er ist bei *Ceratoides*-Gesellschaften sogar nur 1–3%. Dagegen kann er bei krautigen Polsterpflanzen-Biogeozönen 15–20% betragen. Entsprechend gering ist die Wasserabgabe bei trockenen *Ceratoides*-Gesellschaften = 7,7 mm bei einer grünen Phytomasse von $0{,}14\ t \cdot ha^{-1}$ auf sandigen Steinböden, dagegen bis 21 mm auf sandigen Schwemmfächern.

Tab. 7.9: Wasserverbrauch der Biogeozöne des Östlichen Pamir

Verschiedene Biogeozöne der:	Wüste	Steppe	Polsterpflanzen
Deckung der Pflanzen in %	5–18	15–20	15–30
Phytomasse in $t \cdot ha^{-1}$	0,14–0,54	0,09–0,48	0,4–0,89
Transpiration in $g \cdot g^{-1}\ FG \cdot h^{-1}$	0,3–0,9	0,1–0,7	0,1–1,9
Transpiration der Biogeozöne in mm während der Vegetationszeit	8–40	6–87	25–446

Die *Artemisia*-Biogeozöne verbrauchen mehr Wasser = 27–40 mm und auf feuchteren Standorten bis 78 mm.

Sehr verschieden verhalten sich die Polsterpflanzen-Biogeozöne: Gering ist der Verbrauch des *Ajania tibetica*-Biogeozöns mit 30–60 mm, da es auf den trockenen Moränengipfeln in Südexposition wächst, noch geringer mit 25–52 mm bei dem *Sibbaldia tetragona*-Biogeozön der steinigen leicht tonigen Böden in Nordexposition, dagegen sehr hoch (117–446 mm) bei den krautigen *Oxytropis immersa*- und *Potentilla pamirica*-Biogeozönen, die auf Zufluß von Wasser angewiesen sind.

Die Jahreskurve des Wasserverbrauchs erreicht ihr Maximum während der Blütezeit im Sommer, wenn auch das vegetative Wachstum intensiv ist, dagegen sinkt der Wasserverbrauch von der zweiten Hälfte des Juli an und im August schon um 20–30%. In den verschiedenen Jahren ist der Wasserverbrauch nicht gleich: in trockenen Jahren nur etwa halb so hoch wie in feuchteren. Im allgemeinen wird das im Wurzelraum vorhandene ausnutzbare Wasser, das etwa der ½–⅓ der Niederschlagsmenge entspricht, vollständig durch Transpiration abgegeben.

c) Photosynthese und Produktionsanalyse

Mit der Photosynthese der Pamirpflanzen hat sich Blagoveshchenskiy (1935) beschäftigt. Die Pflanzen *Ceratoides, Leymus dasystachys, Gentiana algida* und *Lepidium* assimilieren sehr lebhaft, allerdings nur vormittags. Die Tagesausbeute wird mit 25 mg $CO_2 \cdot dm^{-2}$ angegeben. Die niedrigen Nachttemperaturen verhindern Verluste durch die Atmung. *Die Pflanzen müssen den dauernden Frostwechsel ertragen* können, ohne daß der photosynthetische Apparat geschädigt wird.

Weitere Untersuchungen von Glagoleva (1962) unter Verwendung von hohen CO_2-Konzentrationen lassen sich nicht für die Berechnung der normalen Ausbeuten verwerten.[1] Sie zeigen jedoch ebenfalls, daß alle Arten in Pamir zu einer intensiven Photosynthese befähigt sind. Aus anderen Arbeiten folgt, daß die CO_2-Assimilation der alpinen Wiesenpflanzen, deren Blätter ein vielschichtiges Mesophyll besitzen, besonders hoch ist. Dagegen ist die Photosynthese der Chenopodiaceen mit 2 chlorophyllführenden Schichten in den Blättern nur halb so intensiv. (Filipov 1959, Zalenski 1963, 1973).

Die Phytomasse der verschiedenen Biogeozöne in Höhenlagen von 3850 m NN bis zu 4800 m NN wurden sehr eingehend untersucht und zwar bei folgenden Pflanzengesellschaften (Reihenfolge der Artnamen nach Dominanz):

1. *Ceratoides papposa* purum (3850 m NN),
2. *Ceratoides papposa – Stipa glareosa – Oxytropis chiliophylla* (3800 m NN),
3. *Artemisia rhodantha – Stipa glareosa – Ceratoides papposa* (3850 m NN),
4. *Stipa glareosa – Ceratoides papposa – Astragalus chomutovii* (3820 m NN),
5. *Festuca valesiaca (sulcata) – Carex stenophylloides* (3900 m NN),
6. *Hordeum turkestanicum – Hedysarum cephalotes + Potentilla pamirica* (4300 m NN),
7. *Oxytropis immersa + Draba altaica + Leontopodium ochroleucum* (4760 m NN),
8. *Potentilla pamirica + Oxytropis immersa + Calamagrostis anthoxanthoides* (4650 m NN),
9. *Sibbaldia tetrandra – Colpodium leucolepis* (4800 m NN)

Die genauen Ergebnisse zeigt die Tabelle 7.10, in der auch der jährliche Zuwachs und Bestandesabfall angegeben sind. Der Jahreszuwachs der Wurzeln konnte nicht direkt bestimmt werden, sondern er wurde berechnet (Izmailova et al. 1975).

Wenn man den jährlichen Zuwachs mit dem Bestandesabfall vergleicht, so erkennt man, daß er nur unwesentlich höher liegt, d. h. es findet kaum ein Phytomassezuwachs statt. Es handelt sich somit um stabile Biogeozöne, die im Gleichgewicht mit ihrer Umgebung stehen.

Im allgemeinen ist die organische Masse bei den Biogeozönen Pamirs niedrig, am geringsten bei den Wüstengesellschaften (6–20 $t \cdot ha^{-1}$), etwas höher bei den Steppen- (10–30 $t \cdot ha^{-1}$) und am höchsten bei den Polsterpflanzen (19–42 $t \cdot ha^{-1}$). In allen Fällen ist der Anteil der toten stehenden organischen Masse mit 36–70% sehr hoch, was für alle Wüstenpflanzen typisch ist. Der weitaus größte Anteil der organischen Masse entfällt auf die Wurzeln (70–95%), insbesondere bei den Wüstenbiogeozönen. Auf die photosynthetisch wirksamen Teile kommen nur 1–9% der lebenden Masse.

Mit ansteigender Höhe und größerer Feuchtigkeit nimmt die gesamte organische Masse zu, insbesondere bei den kryophilen Polstern. Die Primärproduktion (= jährlicher Zuwachs) ist

---

[1] Der Partialdruck des CO_2 ist in den großen Höhen stark erniedrigt. Der CO_2-Gehalt pro Liter beträgt nur etwa die Hälfte des normalen.

Tab. 7.10: Phytomasse von 9 Biogeozönen Pamirs in t · ha^{-1}, sowie der jährliche Zuwachs und der Bestandesabfall in t · ha^{-1} · a^{-1}. Biogeozöne 1–9 vgl. p. 346, rechts oben.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Oberirdische Teile/ einjährige									
Blütenstände	0,02	0,01	0,01	0,004	0,02	0,04	0,02	0,06	0,01
Blätter	0,05	0,05	0,07	0,08	0,29	0,70	1,92	0,81	0,91
Stengel	0,03	0,02	0,02	0,006	0,05	0,06	0,14	0,08	–
insgesamt	0,10	0,08	0,10	0,09	0,36	0,80	2,08	0,95	0,92
Oberirdische Teile/ ausdauernde									
lebende	0,23	0,49	0,33	0,53	1,21	1,96	1,52	0,85	2,04
tote	0,31	1,12	0,30	0,93	1,73	1,76	1,00	1,68	3,50
insgesamt	0,54	1,61	0,63	1,46	2,94	3,72	2,52	2,53	5,54
Wurzeln									
lebende	4,00	4,19	6,47	3,82	5,12	9,74	18,23	20,36	15,12
tote	3,75	8,81	4,77	9,53	5,94	8,09	9,40	18,74	20,96
insgesamt	7,75	13,00	11,24	13,35	11,06	17,83	27,63	39,10	36,07
Gesamte Phytomasse									
lebende	4,33	4,76	6,90	4,44	6,69	11,95	21,83	22,16	18,08
tote	4,06	9,93	5,07	10,56	7,67	10,39	11,47	20,42	24,43
insgesamt	8,39	14,69	11,97	15,00	14,36	22,34	33,30	42,58	42,51
Jährlicher Zuwachs									
oberirdisch	0,11	0,10	0,12	0,11	0,39	0,86	2,11	0,98	0,97
Wurzeln	1,26	0,73	1,63	0,76	1,70	2,91	7,93	10,61	4,23
insgesamt	1,37	0,83	1,75	0,87	2,09	3,77	10,04	11,59	5,20
Jährlicher Bestandesabfall									
oberirdisch	0,10	0,08	0,10	0,09	0,37	0,84	2,08	0,95	0,95
Wurzeln	1,24	0,72	1,42	0,63	1,22	2,90	7,80	9,53	4,03

mit 0,6–2 t · ha^{-1} bei den Wüsten-, 2–4 t · ha^{-1} bei den Steppen- und 5–12 t · ha^{-1} bei den Polsterpflanzengemeinschaften nicht hoch. Die absterbenden Teile werden meist nicht abgeworfen, sondern bleiben an der Pflanze erhalten.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die hier besprochenen Untersuchungen uns einen Einblick in die ökophysiologischen und biologischen Verhältnisse in diesem einzigartigen Gebiet der Hochgebirgswüsten bei über 3500 m NN gegeben haben.

Dabei können wir zwei Vegetationstypen unterscheiden:

1. Die Wüstenvegetation der trockenen Standorte auf Schuttablagerungen mit den Hauptarten *Ceratoides papposa* und *Artemisia rhodantha* und
2. die eukryophile Vegetation der feuchten Standorte in den höchsten Höhen über 4500 m NN mit den charakteristischen Polsterpflanzen.

Die Wüstenvegetation ist ins Gebirge aus den Halbwüsten der tieferen Lagen eingewandert. Sie paßt sich hier an dieselbe Länge der Vegetationszeit an, nur daß die Ruhezeit im Hochgebirge durch den langen, kalten Winter, in tiefen Lagen dagegen durch die lange Sommerdürre und einen kurzen kalten Winter bedingt wird. Da die Pflanzen kälteresistent sind, ist das für sie kein wesentlicher Unterschied. Ihr großes Wurzelsystem gibt ihnen die Möglichkeit, die trockenen Standorte zu besiedeln. Die kurze Vegetationszeit nützen sie so gut wie möglich aus. Sie transpirieren und assimilieren intensiv, sofern ihnen Wasser zur Verfügung steht, wobei sie die hohen Wasserdefizite und die Erhöhung der osmotischen Zellsaftkonzentration in Kauf nehmen. Im Herbst, wenn die anhaltende Kälte beginnt, werfen sie ihre Blätter ab, genauso wie in der Halbwüste beim Einsetzen der Dürre. Zu dieser Zeit sind die Stengel genügend verholzt, um den Winter zu überstehen. Ähnlich verhält

sich *Stipa glareosa,* nur reguliert sie ihre Transpiration außerdem noch am Tage durch frühzeitigen Verschluß der Spalten. Die Transpirationswerte sind deshalb kleiner, zugleich aber auch die Trockensubstanzproduktion geringer. Sie ist eine mehr sklerophylle Art, im Gegensatz zu den oben genannten malakophyllen. *Stipa* nähert sich im Pamir-Gebiet schon ihrer Existenzgrenze. Ein Teil der Blätter dieser Grasart vertrocknet im Sommer, und die Pflanzen fruchten sehr schwach oder gar nicht. *Zygophyllum* und *Christolea* entsprechen mehr dem Typus der sukkulenten Halophyten mit ausgeglichener Wasserbilanz. Auch sie stammen aus der Halbwüste der tieferen Lagen, spielen aber im Gebirge mit kaum merklicher Verbrackung keine große Rolle. Einen gewissen Übergang zu der zweiten Gruppe der alpinen Arten mit schon höheren Ansprüchen an die Wasserversorgung bilden die Halbwüstensträucher *Artemisia pamirica, Astragalus borodini* und *Dracocephalum heterophyllum* sowie die Polsterpflanzen *Gypsophila capituliflora* und *Acantholimon diapensioides.* Die ersten dürften mehr Steppenelemente sein, die beiden letzten sind für die vorderasiatischen Hochländer bezeichnend, die nicht ganz so trocken sind wie das Pamir-Gebiet und mehr Winterniederschläge erhalten. Die eigentlichen alpinen Wiesenpflanzen finden im Pamir-Gebiet ihnen zusagende Temperaturverhältnisse und infolge der fehlenden Schneedecke auch eine genügend lange Aperzeit. Diese Arten kommen sonst mehr in Gebirgen mit einem feuchten Klima vor, bei der Trockenheit in Pamir aber entsprechend auf ständig genügend Wasser führenden Böden. Es handelt sich also ebenso wie bei den anderen Gruppen eigentlich um ein mehr extrazonales Vorkommen nach dem Gesetz der relativen Standortskonstanz und des Biotopwechsels. Jede dieser Gruppen gehört einer anderen, fast entgegengesetzten zonalen Vegetation an und nimmt deshalb im Pamir-Gebiet extrazonal ebenfalls entgegengesetzte Standorte ein.

d) Produktionswerte aus Hochgebirgswüsten

Aus neueren Arbeiten entnehmen wir folgende Produktionszahlen von LADYGINA und LITVINOVA (1971):

Die Phytomasse der *Ceratoides – Artemisia rhodantha* – Biogeozöne auf Eu-Klimatopen ist nicht groß, etwa 2,2–15,2 t · ha^{-1}, wobei 90–96% auf die Wurzelsysteme entfallen und nur 1–3% auf die einjährigen assimilierenden Organe. Die Langlebigkeit der Pflanzen bedingt einen niedrigen jährlichen Bestandesabfall (Zweige, Blätter) von 20–40%. Da jedoch die Zersetzung bei den tiefen Temperaturen stark gehemmt ist, sammelt sich viel Streu (tote organische Masse) an.

Genauer besprochen werden folgende Biogeozöne:

– Ceratoidetum papposae purum, das sehr große steinige Flächen bedeckt (3800–3900 m NN) und die xerophilste Ausbildungsform mit < 5% Deckung darstellt. Die mittlere Höhe ist 12 cm. Vereinzelt kommen in anderen Varianten *Artemisia rhodantha, Torularia korolkovii* und *Veronica biloba* vor.

– Artemisietum rhodanthae mit *Ceratoides,* das auf kleinkörnigen Schuttflächen in Nordexposition in 3900–3950 m NN wächst. Die Deckung ist 15%, die Höhe 20 cm. Vereinzelte Begleiter sind *Stipa glareosa* und *Carex stenophylloides* u. a.

Die Tabelle 7.11 (p. 349, oben) enthält die Meßergebnisse.

Von den kryophilen Polstergesellschaften aus größeren Höhen wurden untersucht:

a) Das krautige Potentilletum pamiricae in der Variante mit *Poa glauciglumis* und *Calamagrostis anthoxanthoides* (1) und in einer zweiten mit *Oxytropis immersa* sowie *Smelovskia calycina* (2), Deckung 25%,
b) das Ajanietum tibeticae (3) mit *Colpodium leucolepis* u. a., Deckung 40%,
c) das Sibbaldietum tetrandrae (4) mit *Colpodium und Rhodiola gelida,* Deckung 25–30% (siehe Tabelle 7.12, p. 349).

SVESHNIKOVA (1971) setzte ihre Untersuchungen fort, indem sie die Dichte der Pflanzenbestände auf verschiedenen Biotopen feststellte, sowie den Anteil der Blätter an der gesamten oberirdischen Masse berechnete. Die Unterschiede sind in Abhängigkeit von der Wasserversorgung sehr groß. Je ungünstiger die letztere ist, desto geringer ist die Ausbildung der Blätter. Zum Schluß bringen wir noch eine vorläufige Übersicht über den Zuwachs der einzelnen Biogeozöne von ganz Tadshikistan, die also weit über Pamir hinaus greifen (STANYUKOVICH 1971). Die Untersuchungen wurden auf kleinen Probeflächen vorgenommen, wobei das Alter der darauf wachsenden Holzpflanzen bestimmt wurde. Der jährliche Holzzuwachs und der Zuwachs der Wurzeln wurde grob bestimmt, indem die gesamte Holzmasse bzw. Wurzelmasse aus den oberen 2 m des Bodens durch das Jahresal-

Tab. 7.11: Produktivität in den Wüsten-Biogeozönen in t · ha^{-1} des östlichen Pamir (nach LADYGINA und LITVINOVA, 1971)

Produktionswerte	Ceratoidetum papposae var. purum	+ *Artemisia*	Artemisietum rhodanthae + *Stipa* und *Ceratoides*	+ *Stipa* und Herbae
Phytomasse, t · ha^{-1}	5,85	13,26	8,17	15,21
einjährige Teile, t · ha^{-1}	0,10	0,28	0,10	0,20
in % der Gesamtphytomasse	1,8	2,1	1,0	1,3
ausdauernde Teile, t · ha^{-1}	0,23	0,89	0,33	0,36
in % der Gesamtphytomasse	3,9	6,7	4,0	2,3
Wurzeln, t · ha^{-1}	5,52	12,09	7,74	14,65
in % der Gesamtphytomasse	94,3	91,2	94,7	96,4
Tote Masse, t · ha^{-1}	2,53	6,81	3,80	8,24
in % der gesamten org. Masse	30,0	34,0	32,0	34,0
Gesamte org. Masse, t · ha^{-1}	8,38	20,07	11,97	23,45
jährl. Bestandesabfall, t · ha^{-1}	2,39	4,21	2,38	5,48
in % der Phytomasse	41,0	31,0	29,0	36,0
Verhältnis von Bestandesabfall zu toter Masse	0,9	0,6	0,7	0,6

Tab. 7.12: Produktivität der kryophilen Polsterpflanzen-Biogeozöne aus 4100 (4300–4800) m NN in t · ha^{-1}. Varianten des Potentilletum s. im Text (nach LADYGINA und LITVINOVA, 1971)

	Potentilletum 1	2	Ajanietum 3	Sibbaldietum 4
Phytomasse, t · ha^{-1}	18,00	23,50	7,89	16,12
einjährige Teile, t · ha^{-1}	0,92	0,95	0,37	0,92
in % der Gesamtphytomasse	5,1	4,0	4,8	5,6
ausdauernde Teile, t · ha^{-1}	0,85	0,85	0,53	2,04
in % der Gesamtphytomasse	4,7	3,6	6,7	12,0
Wurzeln, t · ha^{-1}	16,23	21,70	6,99	13,16
in % der Gesamtphytomasse	90,2	92,2	89,5	82,4
Tote Masse, t · ha^{-1}	15,04	18,90	11,71	26,40
in % der gesamten org. Masse	46,0	44,0	64,0	62,0
Gesamte org. Masse, t · ha^{-1}	33,04	42,40	19,60	42,52
jährl. Bestandesabfall, t · ha^{-1}	9,34	10,22	3,22	4,86
in % der Phytomasse	51,0	43,0	41,0	30,0
Verhältnis von Bestandesabfall zu toter Masse	0,6	0,5	0,3	0,1

ter der einzelnen Pflanzen dividiert wurde. Die erhaltenen Zuwachszahlen scheinen uns z. T. zu hoch zu sein.

Wir bringen diese Tabelle 7.13, p. 350 unverändert in der vom Verfasser veröffentlichten Form in Englisch.

e) Landwirtschaftliche Nutzung der natürlichen Weiden

Die Wiesen in den Flußtälern Pamirs spielen als Weideland eine besondere Rolle. Sie gaben dem Land den Namen («Pamirs» = Wiesen). Die Pamirsche Biologische Station beschäftigte sich mit ihnen sehr eingehend (LADYGINA und LITVINOVA 1974).

Die Hochgebirgswiesen nehmen eine Fläche von 200 000 ha ein. Sie sind an feuchte Standorte gebunden, d. h. an die Auen der Flüsse und die Ufer der Seen, seltener an Quellhorizonte der Hänge oder Sickerwasser von tauenden Schneefeldern. Die Feuchtigkeit der Auen weist zwei Maxima auf, eines im Frühjahr bei der Schnee-

Tab. 7.13: Annual plant growth of the main biogeocoenoses of Tadzhikistan (t ha^{-1} air-dry weight) (after STANYUKOVICH 1971)

Vegetation communities	Community types[1]	Herbs			Semi-shrubs			Trees and shrubs				Total				
		Annual shoots and leaves	Roots	Total	Annual shoots and leaves	Woody above- and below-ground parts	Total	Annual shoots and leaves	Woody above-ground parts	Roots	Total	Annual shoots and leaves	Woody above-ground parts	Total Woody above- and below-ground parts, semi-shrubs	Roots	Total
I. *Vegetation receiving only natural precipitation*																
A. Desert vegetation																
a. lowland	1	–	–	–	0.43	0.16	0.59	–	–	–	–	0.43	–	0.16	–	0.59
	2	0.12	0.52	0.64	0.44	1.29	1.73	–	–	–	–	0.56	–	1.29	0.52	2.37
	3	0.16	1.05	1.21	0.18	0.62	0.80	–	–	–	–	0.34	–	0.62	1.05	2.01
b. mountain	4	0.008	0.35	0.35	0.09	0.37	0.46	–	–	–	–	0.09	–	0.37	0.35	–
	5	0.008	0.24	0.24	0.17	0.12	0.29	–	–	–	–	0.17	–	0.12	0.24	0.53
c. high mountain	6	0.88	0.61	1.49	0.55	0.13	0.68	–	–	–	–	1.43	–	0.13	0.61	2.17
B. Ephemeral vegetation	7	4.50	4.39	8.89	–	–	–	–	–	–	–	4.50	–	–	4.39	8.89
C. Low shrub vegetation	8	3.35	3.15	6.50	8.00	4.50	12.50	–	–	–	–	11.35	–	4.50	3.15	19.00
D. Shrublands *(shiblyak)*																
a. shrublands	9	1.45	8.75	10.20	–	–	–	2.26	3.73	4.50	9.49	3.71	2.73	–	13.25	19.69
(mountain)	10	3.62	6.29	9.91	–	–	–	6.00	3.00	4.49	13.49	9.62	3.00	–	10.69	13.31
b. shrublands	11	2.87	11.14	14.01	–	–	–	1.29	1.08	0.49	2.86	4.16	1.08	–	12.53	16.87
(high mountain)	12	5.06	2.30	7.36	–	–	–	0.90	0.63	6.81	7.34	5.96	0.63	–	9.11	15.60
	13	0.77	0.53	1.30	–	–	–	28.87	6.67	3.40	38.94	29.64	6.67	–	3.93	40.24
II. *Vegetation receiving only ground water*																
A. Forests	14	16.00	1.04	17.04	–	–	–	1.74	0.60	1.75	3.89	17.74	0.60	–	2.79	21.03
	14	25.00	3.54	28.84	–	–	–	1.74	1.20	2.00	4.94	26.74	1.20	–	5.54	33.48
B. Shrublands	15	4.93	40.33	45.26	–	–	–	7.54	37.53	13.78	58.85	12.47	37.53	–	54.11	104.11
C. Herbaceous	16	6.25	11.50	17.75	–	–	–	–	–	–	–	6.25	–	–	11.50	17.75
	16	7.43	11.50	18.93	–	–	–	–	–	–	–	7.43	–	–	11.50	18.93
	17	7.00	33.40	40.40	–	–	–	–	–	–	–	7.00	–	–	33.40	40.40
	17	9.75	33.40	42.97	–	–	–	–	–	–	–	9.75	–	–	33.40	42.97

[1] Community types: 1 = *Artemisia scotina* + ephemerals; 2 = *Artemisia namanganica* + ephemerals; 3 = *Salsola richteri* + *Poa bulbosa* + ephemerals; 4 = *Artemisia glaucina* + ephemerals; 5 = *Artemisia porrecta* + ephemerals; 6 = *Artemisia lehmanniana* + *Poa relaxa* + *Acantholimon diapensioides*; 7 = *Poa bulbosa* + *Agropyron trichophorum*; 8 = *Perovskia scrophularifolia* + *Agropyron trichophorum*; 9 = *Amygdalus ulmifolia*; 10 = *Crataegus turkestanica*; 11 = *Rosa ovczinnikovii*; 12 = *Malus sieversii*; 13 = *Juglans regia*; 14 = *Populus diversifolia*; 15 = *Salix iranica*; 16 = *Calamagrostis pseudophragmites* + *Equisetum ramosissimum*; 17 = *Carex* sp. + *Phragmites communis* + *Equisetum arvense*.

schmelze und das andere im Sommer, wenn die Gletscher abtauen und die Flüsse Hochwasser führen.

Die oberen Bodenhorizonte sind sehr humusreich, weil die niedrigen Temperaturen den Abbau verzögern; oft sind sie auch leicht verbrackt infolge des ariden Klimas.

Die dominanten Arten sind *Carex* und *Kobresia* spp. (*Carex pseudo-foetida, C. orbicularis, C. melanantha, Kobresia capilliformis, K. pamiroalaica* u. a.); eine geringere Rolle spielen Gräser (*Hordeum brevisubulatum, Poa pamirica* u. a.) oder Kräuter (*Primula algida, Oxytropis hirsutiuscula* u. a.). Die Deckung ist 70–100%, die Höhe der Pflanzen 20–30 cm, die Zahl der Arten pro Bestand 5–30.

Die Untersuchungen wurden in 3800–4800 m NN in den Jahren 1961–1966 durchgeführt. Die Temperaturverhältnisse (meteorologische Hütte) und Niederschläge gehen aus Tabelle 7.14 hervor.

Den Entwicklungsablauf zeigen die Phänospektren auf Abb. 7.2.10 und 7.2.11 für die Höhenlage 3800–3900 m NN und 4350 m NN. Die günstigsten Witterungsverhältnisse wiesen die Jahre 1961 und 1963 auf, während die anderen kälter und feuchter waren.

Carex pseudo-foetida kommt in 3500–4800 m NN vor, während die anderen Dominanten meist nicht über 4400 m NN hinaufsteigen. In großen Höhen gelangen nur wenige Arten zur Vorherrschaft, so in 4200–4800 m NN hauptsächlich *Carex melanantha, C. stenocarpa* und *Primula moorcroftiana* u. a. Die Heuerträge in dz zeigt Tabelle 7.15.

Wichtig für die Zusammensetzung der Wiesen ist auch die Feuchtigkeit der Biotope: die größte Feuchtigkeit in den Flußauen vertragen *Carex melanantha* und *C. orbicularis*, sie werden oft überschwemmt. Die mittleren Biotope nehmen *Carex pseudo-foetida* und *Kobresia pamiroalaica* ein; diese Biotope sind noch sumpfig und oft verbrackt. Die höher gelegenen Biotope der Aue oder die erste Terrasse bedeckt *Kobresia capilliformis*.

Vergleicht man Abb. 7.2.10 und 7.2.11, so erkennt man, daß sich der Entwicklungsablauf der Pflanzen in höheren Lagen in einer kürzeren Zeit vollzieht. Im Juli blühen die meisten Kräuter, während bei den Gräsern die Anthese relativ spät beginnt. In kalten Sommern können die Knospen und Blüten erfrieren oder es kommt nicht zur Ausreifung der Früchte.

Die maximale Frischmasse besitzen die Wie-

Tab. 7.14: Lufttemperatur in meteorologischen Hütten und Niederschläge in verschiedenen Höhenlagen (bis 4760 m NN) im Tal des Flusses Chechekty und bei Murgab in 3640 m NN (nach Ladygina und Litvinova, 1974)

Jahre	Höhenlage in m NN	Temperatur °C					Niederschlag, mm					
		Juni	Juli	August	September	Mittel	Juni	Juli	August	September	Summe	Jahresbetrag
1963	4760	−1,0	2,8	2,6	−1,5	0,7	21,9	13,6	0	0	35,5	204,0
	4350	2,0	4,6	4,3	1,0	3,2	17,8	12,7	0	0	30,5	175,0
	4100	5,0	7,4	6,5	3,0	5,5	4,0	12,1	0	0	16,1	94,2
	3860	9,4	11,7	11,2	7,9	10,0	2,1	11,8	0	0	13,9	66,7
	3640	9,9	12,5	12,0	6,1	10,1	4,0	8,8	0	0	12,8	35,8
1964	4760	−3,8	2,1	2,5	−2,6	−0,4	26,3	72,0	43,0	15,0	156,3	340,0
	4350	−1,0	4,0	4,5	−0,2	1,8	21,3	62,6	23,5	14,0	121,4	287,4
	4100	3,5	6,4	7,7	2,4	5,0	15,0	60,0	6,0	9,0	90,0	209,5
	3860	6,2	9,6	11,5	5,4	8,2	10,2	42,8	0	0,3	53,6	135,9
	3640	7,9	11,5	12,5	6,6	9,6	12,8	21,9	1,3	0	36,0	81,1
1965	4760	−3,0	2,0	0,5	−2,9	−0,7	13,8	31,5	93,2	8,0	146,5	324,8
	4350	1,0	4,1	1,7	−1,5	1,3	11,1	30,9	87,2	8,0	137,2	292,2
	4100	4,0	7,0	5,0	1,8	4,4	7,5	20,6	74,2	3,5	105,8	254,8
	3860	8,1	10,9	8,5	4,4	7,9	4,2	5,2	47,2	2,6	60,3	196,8
	3640	8,4	11,6	8,8	5,3	8,5	2,8	6,0	56,5	9,2	75,3	135,8

Anmerkung: Bei den Niederschlägen wurde die Benetzung der Meßgefäße durch eine Korrektur berücksichtigt. Im Sommer wurde der Regenmesser von Tretyakov verwendet, im Winter in 4350 m und 4760 m NN die Totalisatoren nach Kosarev

Tab. 7.15: Verhältnis der lufttrockenen Masse (100 kg · ha^{-1}, d. h. dz · ha^{-1}) des Heues nach einzelnen Gruppen zur Zeit der maximalen Entwicklung der Wiesenvegetation (nach LADYGINA und LITVINOVA, 1974)

Assoziation	Jahr		Carices	Gramineen	Leguminosen	Kräuter (versch.)	Gesamtgewicht
I	1963	lebend	19,7	9,2	5,7	1,3	35,9
		tot	13,0	3,0	1,5	0,5	18,0
	1964	lebend	13,8	3,0	2,3	1,0	20,1
		tot	13,3	1,8	0,7	0,6	16,4
II	1963	lebend	10,8	–	–	4,5	15,3
		tot	6,3	–	–	2,0	8,3
	1964	lebend	5,6	–	–	2,2	7,8
		tot	5,4	–	–	0,8	6,2
III	1963	lebend	18,8	5,8	1,0	2,6	28,2
		tot	6,6	2,0	0,2	1,4	10,2
	1964	lebend	11,3	1,0	0,3	1,0	13,6
		tot	7,3	0,6	0,1	0,4	8,4
IV	1963	lebend	15,2	0,7	1,0	1,4	18,3
		tot	10,0	0,3	0,3	0,7	11,3
	1964	lebend	15,6	0,4	0,7	1,3	17,0
		tot	6,6	0,2	0,1	0,6	7,5
V	1963	lebend	17,1	2,0	0,9	2,2	22,2
		tot	7,5	1,0	0,4	1,1	10,0
	1964	lebend	16,1	1,2	0,3	2,0	20,0
		tot	6,1	0,9	0,3	1,0	8,3

Anmerkung: I. *Kobresia capilliformis* + *Hordeum brevisubulatum* – *Oxytropis hirsutiuscula* – Ass. (3900 m NN); II; *Kobresia capilliformis* + Herbosae – Ass. (4350 m NN); III: *Carex pseudo-foetida* + *Puccinellia tenuiflora* – Herbosae – Ass. (4060 m NN); IV: *Carex pseudo-foetida* + *C. orbicularis* – Herbosae – Ass. (4350 m NN); V: *Carex orbicularis* + *Polygonum viviparum* – Ass. (4060 m NN).

sen im Juli bis Anfang August (Tab. 7.16). Da die Zersetzung in diesen Höhen stark gehemmt ist, enthält die abgemähte Masse immer viele tote Pflanzenteile: im Frühsommer im Mittel 70%, Ende Juli bis Anfang August nur 26–35%, aber im September wieder 80% (Tab. 7.16).

Bei der biologischen Ernte werden die Sprosse an der Bodenoberfläche abgeschnitten, bei der landwirtschaftlichen in 5 cm Höhe, wodurch nur 45–63% der gesamten oberirdischen Phytomasse erfaßt werden. Versuchsflächen ergaben, daß im Vergleich zu geschützten Flächen die unregelmäßig beweideten beim biologischen Schnitt nur einen Ertrag von 28–32% ergaben, solche in 5 cm Höhe geschnittenen einen Ertrag von nur 17–20% (Tab. 7.17). Aber auf den geschützten Flächen reicherte sich mit den Jahren so viel organische tote Masse an, daß die Auswirkung deutlich negativ war.

Die Wiesenböden sind außerordentlich dicht durchwurzelt, namentlich in den oberen Horizonten (Tab. 7.18). Es kommt zur Anreicherung von ansehnlichen Torfmassen, so daß von der gesamten organischen Masse auf die unterirdische 94,6–98,5% entfallen. Das fällt besonders in kalten Sommern auf, wenn die Sproßentwicklung gehemmt ist (Tab. 7.19). Interessant sind die Vergleichszahlen aus anderen Gebieten, z. B. Leningrad, wo die oberirdische Masse nur wenig geringer ist als die unterirdische (Tab. 7.20, p. 356).

Die Zersetzung der toten Pflanzenteile und der Wurzeln wird im Boden durch die tiefen Temperaturen in Pamir stark gehemmt, was zur Anreicherung der organischen Substanz im Boden führt.

Die *Pamirwiesen* haben im Vergleich zu den anderen Gesellschaften des Gebietes die höchste Produktion, was auf die günstige Wasserversorgung der Pflanzendecke zurückzuführen ist. Deshalb ist auch ihre wirtschaftliche Bedeutung sehr groß.

Tab. 7.16: Jahreszeitliche Änderungen der biologischen Erträge in den Jahren 1963 und 1964 (100 kg · ha^{-1} der lufttrockenen Masse) in seit 1960 vor Beweidung geschützten Wiesengesellschaften (nach LADYGINA und LITVINOVA, 1974), I–V s. Anmerkung bei Tab. 7.15

Assoziation	Datum der Entnahme	Gesamt-gewicht	Grüne Teile	Tote Teile	Verhältnis der toten Teile zum Gesamtgewicht in %
I	1963 24 VI	43,6	14,8	28,8	66
	14 VII	50,0	28,8	21,2	42
	5 VIII	53,9	35,9	18,0	33
	8 IX	40,2	10,2	30,0	74
	1964 25 VI	30,2	6,1	24,1	80
	20 VII	35,3	17,3	18,0	50
	10 VIII	36,5	20,1	16,4	45
	14 IX	33,0	4,5	28,5	86
II	1963 23 VI	14,6	3,8	10,8	74
	24 VII	18,8	9,3	9,5	50
	26 VIII	23,6	15,3	8,3	35
	3 IX	18,8	4,3	14,5	77
	1964 28 VI	10,5	1,6	8,9	84
	22 VII	11,0	4,0	7,0	63
	30 VIII	14,0	7,8	6,2	44
	4 IX	10,0	2,0	8,0	80
III	1963 25 VI	24,2	10,0	14,2	58
	28 VII	36,2	24,0	12,2	33
	20 VIII	38,4	28,2	10,2	26
	4 IX	26,1	10,1	16,0	61
	1964 20 VI	23,0	8,2	14,8	64
	15 VII	25,4	13,9	11,5	45
	16 VIII	28,0	19,6	8,4	30
	10 IX	22,5	8,5	14,0	62
IV	1963 29 VI	18,0	6,0	12,0	66
	29 VII	29,6	18,3	11,3	38
	10 VIII	23,6	15,5	8,1	34
	3 IX	19,3	6,0	13,3	68
	1964 15 VI	15,2	5,0	10,2	67
	21 VII	21,4	11,8	9,6	45
	13 VIII	24,5	17,0	7,5	30
	5 IX	12,6	2,6	10,0	80
V	1963 24 VI	22,5	6,8	15,7	69
	15 VII	28,2	17,0	11,2	40
	5 VIII	32,2	22,2	10,0	31
	4 IX	27,1	7,3	19,8	73
	1964 28 VI	20,0	5,1	14,9	74
	15 VII	21,8	9,8	12,0	55
	20 VIII	28,3	20,0	8,3	29
	5 IX	20,1	6,0	14,1	70

In 2320 m Höhe, also 1500 m tiefer als die Biologische Station, wurde ein 93 ha großer Versuchsgarten angelegt, um die Anbaumöglichkeiten von Ackerpflanzen, Obstsorten und anderen Bäumen unter den extremen Bedingungen Pamirs zu prüfen. Es zeigte sich, daß die vorher in dem Gebiet nicht bekannten Kartoffeln, die verschiedenen Kohlsorten und Wurzelfrüchte, auch Futterrüben, mit künstlicher Bewässerung sehr gute Erträge ergeben; Tomaten müssen unter Glas in Frühbeeten vorgezogen werden; Luzerne und Esparsette gedeihen gut. Weinreben tragen, wenn man sie im Winter zudeckt. Sehr reichlich fruchten Aprikose, Pfirsich,

Tab. 7.17: Einfluß der Höhe des Schnittes über der Bodenoberfläche der Wiese und der Beweidung auf die maximalen Heuerträge (lufttrocken in t · ha^{-1}) von Wiesengesellschaften (nach Ladygina und Litvinova, 1974)

		Schutzfläche seit 1960		Beweidete Fläche	
	Schnitthöhe	0 cm	5 cm	0 cm	5 cm
Kobresia Capilliformis + Hordeum brevisubulatum-Herbosae (3900 m NN)					
5. August 1963	lebende Teile	3,59	1,21	1,43	0,93
	tote Teile	1,80	0,92	0,32	0,20
	insgesamt	5,39	2,13	1,75	1,13
	%-Anteil[1]	100	39 (61)	32 (68)	20 (80)
10. August 1964	lebende Teile	2,01	0,80	0,89	0,61
	tote Teile	1,64	0,57	0,28	0,10
	insgesamt	3,65	1,37	1,17	0,71
	%-Anteil[1]	100	37 (63)	30 (70)	19 (81)
Carex pseudo-foetida-Puccinellia tenuiflora-Herbosae (4060 m NN)					
20. August 1964	lebende Teile	2,82	1,30	0,87	0,43
	tote Teile	1,02	0,73	0,25	0,10
	insgesamt	3,84	2,03	1,12	0,53
	%-Anteil[1]	100	50 (50)	29 (71)	13 (87)
16. August 1964	lebende Teile	1,96	0,84	0,60	0,40
	tote Teile	0,84	0,70	0,20	0,08
	insgesamt	2,80	1,54	0,80	0,48
	%-Anteil[1]	100	55 (45)	28 (72)	17 (83)

[1] %-Anteil des Ertrages vom biologischen Schnitt (= 100%) auf geschützten Parzellen; Zahlen in Klammern: entsprechende Verluste der Erträge im Vergleich zum biologischen Schnitt.

Tab. 7.18: Wurzelgewicht in g · m^{-2} Boden des Wiesenbodens während der maximalen Entwicklung der Wiesenvegetation; I–V vgl. I–V wie in Tab. 7.15 (nach Ladygina und Litvinova, 1974)

Boden-					Assoziation					
horizont	I		II		III		IV		V	
in cm	1963	1964	1963	1964	1963	1964	1963	1964	1963	1964
0–10	4250	3080	4832	4144	4040	3620	4070	3802	3266	2950
10–20	2330	2015	2680	1915	1360	1002	1770	1540	1285	1300
20–30	984	1044	1934	1608	644	570	675	703	985	840
30–40	910	955	560	761	240	225	194	175	833	620
40–50	402	552	230	291	136	131	137	120	720	515
50–60	292	120	100	94	98	100	117	105	276	250
60–70	120	108	90	84	91	80	49	60	82	76
70–80	48	56	40	52	70	65	35	28	50	51
80–90	39	40	18	17	35	38	20	16	17	20
90–100	25	32	15	12	30	26	12	14	13	15
insgesamt	9400	8002	10499	8978	6744	5857	7079	6563	7527	6637

Kirschpflaume und Sauerkirsche, Rote und Schwarze Johannisbeere sowie Himbeere. Erträge geben auch Süßkirschen, Birnen und Äpfel, dagegen fruchten der Walnußbaum und die Maulbeere nicht. Die meisten Laubbäume der gemäßigten Zone lassen sich kultivieren, auch *Robinia pseudacacia,* aber einige bilden mehrere Triebe im Jahr und zeigen anomale Kronenformen. Noch sehr viel höher lassen sich Gerste und Kohlrüben anbauen. Die ökologischen Ver-

Tab. 7.19: Phytomasse in t · ha^{-1} (Lufttrockengewicht) und in % bei Wiesengesellschaften im Pamir während der maximalen Entwicklung der oberirdischen Masse (1964 kühleres Jahr); I–V vgl. Erläuterung bei Tab. 7.15 (nach LADYGINA und LITVINOVA, 1974)

Assoziation	Jahr	Oberirdische Teile				Unterirdische Teile		Gesamte organische Masse	Verhältnis von ober-/ unterirdischen Teilen
		lebende		tote					
		t ha^{-1}	%	t ha^{-1}	%	t ha^{-1}	%	(t ha^{-1})	
I	1963	3,59	3,6	1,80	1,8	94,00	94,6	99,39	1 : 17
	1964	2,01	2,4	1,64	2,0	80,02	95,6	83,67	1 : 22
II	1963	1,43	1,3	0,83	0,8	104,99	97,9	107,25	1 : 46
	1964	0,78	0,9	0,62	0,6	89,78	98,5	91,18	1 : 64
III	1963	2,88	4,0	1,02	1,4	67,44	94,6	71,28	1 : 17
	1964	1,96	3,2	0,84	1,3	57,85	95,5	60,61	1 : 20
IV	1963	1,83	2,3	1,13	1,7	70,79	96,0	73,75	1 : 22
	1964	1,70	2,5	0,75	1,1	65,63	96,4	68,08	1 : 26
V	1963	2,22	2,8	1,00	1,4	75,27	95,8	78,51	1 : 23
	1964	2,00	2,9	0,83	1,4	66,37	95,9	69,20	1 : 27

hältnisse, wie wir sie für Pamir schilderten, dürften auch für die tibetischen Hochgebirgswüsten gelten.

Anschließend bringen wir eine Übersicht von den Beweidungsverhältnissen für ganz Pamir (AGAKHANYANTZ 1975). Bestimmt wurden im Laufe von 20 Jahren (1949–1968) die wirtschaftlich nutzbare Phytomasse auf den Weiden im lufttrockenen Zustand auf Transsekten der Untersuchungsflächen in den einzelnen Provinzen Pamirs und zum Vergleich auch Vorpamirs. Erfaßt wurden jeweils 30–150 Tausend Hektar pro Versuchsfläche. Insgesamt wurden im Westpamir 600 000 ha (etwa 25% der Gesamtfläche) und im Ostpamir 550 000 ha (etwa 20% der Gesamtfläche) untersucht.

Abb. 7.2.14 zeigt die einzelnen Provinzen und zwar folgende (Vergleichsfläche außerhalb der Karte):

Vorpamir:	0 Darwassche (Vergleichsfläche)
Westpamir:	1 Yasgulemsche
	2 Shugnansche
	3 Vakhansche
Übergangsgebiet:	4 Saressche (weniger untersucht)
Ostpamir:	5 Karakulsche
	6 Murgabsche
	7 Südöstliche

Die natürlichen Bedingungen in den einzelnen Provinzen gehen aus Tabelle 7.21 (p. 357) hervor.

In den einzelnen Provinzen können folgende Höhenstufen unterschieden werden (von unten nach oben):

Prov. 1: Gebirgswüsten mit *Artemisia* (1740–3100 m), Gebirgsxerophyten mit *Acantholimon korolkovii* und *A. pamiricum* (3100–3500 m), Gebirgssteppen mit *Stipa, Poa* und *Roegneria* (3500–4200 m) und kryophile Vegetation mit Matten (4200–4500 m). Gesamte Weidefläche 162 600 ha.

Prov. 2: Gebirgswüste mit *Artemisia* (2000–3300 m), Gebirgsxerophyten mit *Acantholimon* und *Onobrychis* (3300–3800 m), Frag-

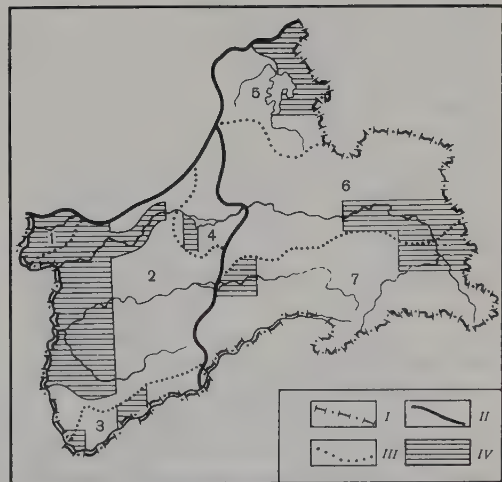


Abb. 7.2.14: Pamir: Geobotanische Weidelandprovinzen 1–7 nach AGAKHANYANTZ (s. Text). I Staatsgrenze, II Grenze zwischen West- und Ostpamir, III Grenzen der Provinzen, IV untersuchte Gebiete.

Tab. 7.20: Ober- und unterirdische Phytomasse in t · ha^{-1} Lufttrockengewicht bei verschiedenen Wiesengesellschaften (nach LADYGINA und LITVINOVA, 1974)

Gebiet und vorherrschende Arten	Phytomasse gesamt	Phytomasse oberirdisch	Phytomasse unterirdisch	Bodenschicht (cm)	oberirdisch/ unterirdisch	Autor
1. Wiesen um Leningrad:						
Agrostis alba	15,34	5,58	9,76		1:2	SYROKOMSKAYA,
Anthoxanthum odoratum	17,62	5,21	12,41	0–50	1:2	PONYATOVSKAYA,
Nardus stricta	20,07	7,31	12,76		1:2	MATVEEVA (1966)
Nasse Caricetenwiesen der Baltischen Provinz	–	15–37	–	–	–	
2. Tyen Shan						
Krautreiche alpine Wiesen (2850 m NN)	38,75	0,70	38,05	0–80	1:54	NIKITINA (1962)
Kobresia-Matten	75,80	1,20	74,60	0–100	1:62	MAMYTOV (1963)
Kobresia capilliformis (3300 m NN)	51,52	0,46	51,06	0–100	1:111	POPOVA (1963)
Phlomis-Iris brevituba-Wiesen (2600 m NN)	40,71	3,15	36,56		1:12	
Geranium-Alchemilla-Wiesen (2550 m NN)	32,12	3,74	28,38	0–70	1:8	BLAGOOBRAZOV
Auenwiesen mit *Carex melanantha* (2550 m NN)	149,20	3,17	146,03		1:46	(1966a, 1966b)
Alpenmatten mit *Trisetum spicatum* (3300 m NN)	37,84	3,32	34,52		1:10	
3. Hissar-Gebirgsrücken						
Allium-Puccinellia subspicata-Matten (3360 m NN)	26,13	0,49	25,65	0–100	1:52	KALETKINA (1966)
4. Ost-Pamir						
Carex pseudo-foetida-Wiesen (3600 m NN)	43,27	1,40	41,87		1:29	
Poa tibetica-Wiesen (3600 m NN)	63,43	1,85	61,68	0–40	1:33	SVESHNIKOVA (1962)
Bachrand mit *Blysmus compressus* (3600 m NN)	42,11	1,35	40,78		1:33	

Tab. 7.21: Daten über die Natur der einzelnen Provinzen (1–3 Westpamir, 5–7 Ostpamir)

Provinz (Zahl)		Breitenlage (Zentrum)	Höhen-ausdehnung (in m)	Ödland (in %)	Temperatur (Mittel)	Niederschlag (mm)
Vorpamir	0	38 45′N	3100	51,7	8,7	900
W.Pamir	1	38 13′N	2860	73,2	9,9	300
	2	37 45′N	2800	56,9	9,1	260
	3	36 53′N	2400	41,4	6,8	100
E.Pamir	5	39 01′N	1300	88,1	−3,8	70
	6	38 10′N	1200	42,0	−1,7	75
	7	37 30′N	1100	59,4	−3,5	120

mente von Gebirgssteppen mit *Stipa, Cousinia* u. a. (3800–4000 m) und kryophile Vegetation (4000–4600 m). Gesamte Weidefläche 1 487 800 ha.

Prov. 3: Saksaul-Wüste mit *Haloxylon* und mit *Artemisia* (2600–3400 m), Gebirgsxerophyten mit *Acantholimon pamiricum* sowie *A. diapensioides* (3400–4100 m) und kryophile Vegetation (4100–4700 m); Steppenhöhenstufe fehlt fast. Gesamte Weidefläche 249 200 ha.

Prov. 4 (noch zu Westpamir gerechnet): Über der Gebirgswüste mit *Artemisia* folgen gleich Gebirgssteppen (Inversion) mit *Stipa* sowie weißbehaarter *Artemisia,* dann erst Gebirgsxerophyten (wie bei 3.) und darauf die kryophile Vegetation. Gesamte Weidefläche 569 100 ha. Wurde nur unvollständig untersucht.

Prov. 5 (im Norden Ostpamirs): *Ceratoides*-Wüste (3900–4200 m), Gebirgsxerophyten wie bei 3. (4200–4500 m) und kryophile Vegetation mit *Oxytropis immersa* (4500–5200 m), Gebirgssteppen fehlen ganz. Gesamte Weidefläche 789 700 ha.

Prov. 6: *Ceratoides*-Wüste mit *Stipa glareosa* und *Artemisia rhodantha* (3600–4100 m), Gebirgsxerophyten mit *Acantholimon diapensioides* (4100–4600 m) und kryophile Vegetation (4600–4800 m). Gesamte Weidefläche 1 034 700 ha.

Prov. 7 (im Südosten): *Ceratoides*-Wüste mit *Christolea pamirica* sowie *Tanacetum pamiricum* und *Artemisia rhodantha* (3000–4200 m), Gebirgsxerophyten mit *Acantholimon diapensioides* (4200–4600 m), Fragmente von Gebirgssteppen mit *Festuca sulcata, Stipa orientalis* sowie *Artemisia* (4600–4800 m) und kryophile Vegetation (4800–5000 m). Gesamte Weidefläche 1 015 300 ha.

Die Provinzen 5–7 in Ostpamir lösen einander von Norden nach Süden ab. In dieser Richtung nimmt auch die Niederschlagshöhe zu und die vertikale Ausdehnung der Höhenstufen von 1300 m auf 1100 m ab (vgl. Tab. 7.21).

Die mittleren Hektarerträge der Weiden in den einzelnen Provinzen sind in Tab. 7.22 zusammengefaßt.

Man erkennt aus dieser Tabelle, daß die Erträge sowohl in Westpamir als auch in Ostpamir mit den Niederschlägen abnehmen und zwar in Westpamir von Norden nach Süden, in Ostpamir dagegen von Süden nach Norden. Das ist besonders auffallend bei der gefressenen Masse, deren Anteil an der Gesamtmasse sich in derselben Richtung verändert. Im regenreichen Vorpamirgebiet sind die Erträge vielmals höher, und auch der Anteil der verwertbaren Masse liegt über 50%. Je größer die Aridität, desto geringer sind im allgemeinen die Erträge und desto schlechter ist die Qualität des Futters.

Dagegen macht sich der Einfluß der Jahresmitteltemperatur nicht so deutlich bemerkbar, doch bedingen die tiefen Temperaturen in Ostpamir gegenüber Westpamir (vgl. Tab. 7.21) sehr viel geringere Erträge.

Den Vergleich der mittleren Erträge auf Eu-Klimatopen der einzelnen Höhenstufen erlaubt die Tabelle 7.23.

Die höchsten Erträge erhält man in den Gebirgssteppen, sofern solche in der Höhenstufenfolge auftreten. Die Produktion der kryophilen Matten wird durch die kurze Vegetationszeit in den extremen Wüsten Ostpamirs und durch die Aridität reduziert. Aus den mittleren Erträgen und der Kenntnis der jeweiligen Weideflächen in Hektar läßt sich der gesamte Futtervorrat für die einzelnen Provinzen berechnen (vgl. Tab. 7.24).

Tab. 7.22: Mittlere Erträge (lufttrockene Masse) der natürlichen Weiden Pamirs auf Eu-Klimatopen in kg · ha^{-1}. Auch Vorpamir (Prov. 0) mit hohen Niederschlägen zum Vergleich angeführt

Provinzen		Gefressene Masse kg · ha^{-1}	in %	Nicht verwertete Masse kg · ha^{-1}	in %	Gesamtmasse kg · ha^{-1}
Vorpamir	0	423	56,6	324	43,4	747
	1	72	29,2	174	70,8	246
Westpamir	2	47	23,5	153	76,5	200
	3	18	17,8	83	82,2	101
	5	31	40,8	45	59,2	76
Ostpamir	6	46	44,2	58	55,8	104
	7	76	46,6	87	53,4	163

Tab. 7.23: Mittlere Weideerträge der verschiedenen Höhenstufen Pamirs in kg · ha^{-1}. Messungen auf Eu-Klimatopen (nach AGAKHANYANTZ 1975)

Höhenstufe	Westpamir			Ostpamir		
Provinzen	1	2	3	5	6	7
Kryophile Vegetation	220	90	50	90	110	140
Gebirgssteppen	410	220	–	–	–	300
Gebirgs-xerophyten	310	200	110	110	170	250
Gebirgswüsten	370	260	169	40	60	120

Abgerundet ergeben sich somit folgende Zahlen:

In Westpamir erreicht die verwertbare Phytomasse 40 000 t (22%), die nicht verwertbare 140 000 t (78%), die gesamte Phytomasse 180 000 t.

Im Ostpamir beträgt die verwertbare Phytomasse 60 000 t (45%), die unverwertbare 70 000 t (55%) und die gesamte 130 000 t. Ungeachtet der größeren Flächenausdehnung ist somit die gesamte Phytomasse der Weideflächen geringer, aber die verwertbare etwas höher als in Westpamir. Die Niederschlagsverteilung (Sommerregen) ist im Ostpamir für die Entwicklung der vom Vieh gefressenen Phytomasse günstiger, weil das Maximum der Niederschläge mit der Vegetationszeit zusammenfällt, also mehr grüne Pflanzenteile ausgebildet werden (in Westpamir mehr Winterniederschläge).

Die Vernachlässigung der nicht auf Eu-Klimatopen gelegenen Weideflächen läßt sich verantworten, weil ihre Gesamtfläche sehr klein und unwesentlich ist.

92–98% der Weideflächen weisen in Pamir einen Jahresertrag von 100–400 kg · ha^{-1} (auf Eu-Klimatopen) auf.

Tab. 7.24: Futtervorrat der einzelnen Provinzen Pamirs

Provinzen		Gesamtfläche in ha	Weideflächen in %	Weideflächen in ha	Futtervorrat in Tonnen verwertb.	unverwertb.	gesamt
Westpamir	1	162 600	26,8	43 570	3 140	7 580	10 720
	2	1 487 800	43,1	641 240	30 140	98 110	128 250
	3	249 200	58,6	146 030	2 630	12 120	14 750
	4	569 100	50,0	282 550	5 080	23 450	28 530
Insgesamt		2 468 700		1 113 390	40 990	141 260	181 250
in %					22,4%	77,6%	100,0%
Ostpamir	5	789 700	11,9	93 100	2 880	4 190	7 070
	6	1 034 700	58,0	599 600	27 580	34 780	62 360
	7	1 015 300	40,6	407 200	30 940	35 430	66 370
Insgesamt		2 839 700		1 099 900	61 400	74 400	135 800
in %					45,3%	54,7%	100,0%
Gesamtpamir		5 308 400		2 213 290	102 390	215 660	317 050
in %					31,9%	68,1%	100,0%

7.2.2 Westpamir und Badakhshan

Im Gegensatz zum Ostpamir mit einem sehr ausgeglichenen Relief zeichnet sich Westpamir, d. h. der Westteil des Hochgebirgskomplexes (westlich von 72° 45′ E) durch eine äußerst tiefe Zerschluchtung aus. Die über 6000 m NN hohen Gebirgsrücken fallen schon auf sehr kurzer Entfernung auf unter 2500 m NN ab. Die Flußtäler sind meist enge Schluchten mit Steilhängen. Im Süden wird das Gebiet durch den Pyandzh (Panj), der durch den Zusammenfluß des Pamir-Flusses mit dem Wakhan gebildet wird, begrenzt. Er ist der Oberlauf der Amudarya. Dieser Fluß macht eine große Schleife um Badakhshan, den nordöstlichsten Teil von Afghanistan mit dem Wakhan-Gebirge, das noch zu Westpamir gehört. Die meisten Gebirge verlaufen in Westpamir von West nach Ost. Es sind 5 Gebirgsrücken (Vanch, Yasgulyon, Rushan, Shugnan, Shakhdarak) und nur einer (Ishkashim) verläuft von Nord nach Süd (Abb. 7.2.1).

Der gesamte Gebirgskomplex ist den Westwinden ausgesetzt, und die Niederschläge (90–217 mm im Jahr) fallen vorwiegend im Winter. Je nach der Exposition der Hänge erhalten diese in verschiedener Höhe sehr wechselnde Niederschlagsmengen. Bei der Steilheit der Hänge sind deutliche Höhenstufen kaum ausgebildet. Die meisten Böden sind Rohböden, und die Wüstenvegetation geht hoch hinauf. Bäume und Sträucher kommen vor, aber Waldstufen sind nicht ausgebildet.

Auffallend ist in Pamir, daß die Holzpflanzen in engen Schluchten höher hinaufgehen als in breiten Tälern (Agakhanyantz 1970). Die Ursache dafür ist, wie mikroklimatische Messungen ergaben, die Ausbildung von Kaltluftseen in den letzteren, während die Schluchten mit einem stärkeren Gefälle leichter durchgeblasen werden. Außerdem reichert sich in den Schluchten mehr Schnee an, so daß die jungen Holzpflanzen besseren Schneeschutz erhalten; auch kommt es in diesem ariden Klima in den Schluchten zu keiner Bodenversalzung, die sich in den ebenen Tälern stark bemerkbar macht. Schließlich ist der Holzwuchs in den Schluchten weniger dem Viehverbiß und menschlichen Eingriffen ausgesetzt. Einzelne Bäume fand man in Schluchten noch bei 4000 m NN und einige Sträucher sogar noch bei 5000 m NN.

Im einzelnen ist in West-Pamir ein Anstieg der Höhenstufengrenzen von Westen nach Osten bemerkbar. Insgesamt bildet dieser westliche Teil von Pamir und der östliche Teil vom afghanischen Badakhshan mit Ost-Pamir eine phytogeographische Einheit, die sich scharf vom zentralen Tadshikistan, aber auch vom westlichen Teil des afghanischen Badakhshans unterscheidet und zu Zentralasien zu rechnen ist (Agachanyantz 1964).

Die sehr komplizierte Höhenstufengliederung von ganz Tadzhikistan einschließlich West- und Ostpamir versuchte Agakhanyantz (1978) in einem Schema zu erläutern (in Deutsch, Agachanjanz 1985 a).

Aus dem afghanischen Pamir wird eine kurze Übersicht der Vegetationseinheiten und der wichtigsten Arten (die meisten Arten reichen auch bis in den nördlichen Hindukush) in der Tab. 7.25 gegeben (Breckle 1973, vgl. Bd. 4).

Die Hauptaufgabe der geobotanischen Forschung war, die Größe der in ganz Pamir vorhandenen Weidefläche und ihre Nutzbarkeit zu bestimmen (Agakhanyantz 1975).

Die Ergebnisse wurden bereits erläutert (vgl. p. 355–358).

Zusammenfassend ergibt sich, daß die jährliche auf den Weiden von Westpamir gebildete Phytomasse 180 000 t · a^{-1} beträgt, davon sind durch das Vieh nur 22% nutzbar. Obgleich die vorhandenen Weideflächen in Ostpamir viel größer sind, so ist doch die jährliche auf ihnen gebildete Phytomasse mit 130 000 t · a^{-1} geringer, weil das Klima trockener ist. Der vom Vieh ausnutzbare Anteil ist jedoch mit 45% größer, denn die Niederschläge fallen im Sommer während der Wachstumszeit.

Wer jedoch von diesem wilden Gebirgsland einen lebendigen Eindruck erhalten will, dem seien die spannenden Schilderungen von Land und Leuten in deutscher Übersetzung von den seit 1952 fast jährlichen Expeditionen des Erforschers Okmir Agakhanyantz empfohlen: Auf dem Pamir (Aufzeichnungen eines Geobotanikers, 245 Seiten, Landschaftsaufnahmen auf vielen Tafeln, davon 16 farbige, VEB F. A. Brockhaus Verlag, Leipzig, 1985).

In diesem Buch wird auch der größte erforschte Ussoi-Bergsturz in der Nacht zum 7. Februar 1911 beschrieben, der den Murgab abdämmte und den 61 km langen Saressee schuf. Ein ganzer 4 km hoher Hang der Muskolkette stürzte mit über 2 Milliarden m^3 ins Murgabtal und begrub einen Kischlak (Dorf) mit allen Einwohnern, ein Erdbeben auslösend, das von der Seismographischen Station Pulkowo (bei Leningrad) registriert wurde. Das Gebiet war so unzugänglich,

Tab. 7.25: Gliederung der Vegetation in den Hochregionen des afghanischen Hindukusch

Stufe	Gesteinsfluren		Frostbodenfluren		Sumpffluren	
	Fels-	Schutt-	offene Rasen	Schneeböden	Flachmoore	Schmelzwasser, Quellfluren
nival	*Aulacospermum*, *Nepeta pamirensis*, *Corydalis gortschakovii*, *Psychrogeton*, Flechten	*Saxifraga flagellaris*, *Nepeta pamirensis*, *Delphinium brunonianum*, *Ermania himalayensis*, *Androsace villosa*, *Waldheimia tomentosa*	*Phaeonychium surculosum*, *Nepeta pamirensis*, *Ermania himalayensis*, *Carex nivalis*, *Saussurea gnaphalodes*, *Draba affghanica*	*Ermania himalayensis*, *Nepeta pamirensis*, *Draba affghanica*, *Saussurea gnaphalodes*, *Primula macrophylla*, *Cerastium cerastioides*		*Primula macrophylla*, *Nepeta pamirensis*, *Cerastium cerastioides*, *Ermania himalayensis*, *Saussurea gnaphalodes*
alpin	*Parrya nudicaulis* (W), *Nepeta glutinosa* (E), *Rubia tibetica*, *Rheum tibeticum*, *Phaeonychium surculosum*, *Valeriana fedtschenkoi*, *Eritrichium*, *Hymenolaena*	*Ranunculus shaftoanus*, *Delphinium brunonianum*, *Papaver involucratum*, *Chorispora bungeana* (E), *Didymophysa fedtschen-koana*, *Corydalis metallica*, *Lamium rhomboideum* (E), *Waldheimia glabra* (E), *Waldheimia tomentosa* (E), *Psychrogeton*	*Smelowskia calycina* (E), *Androsace villosa*, *Carex nivalis*, *Potentilla multifida*, *Sedum heterodontum*, *Winklera silaifolia*, *Leontopodium campestre*, *Cousinia*, *Psychrogeton*, *Acantholimon diapen-sioides* (E), *Astragalus (Myobrama)*, *Oxytropis immersa*, *Erigeron* (E)	*Chorispora macropoda*, *Draba affghanica*, *Draba korshinskii*, *Ranunculus rufosepalus*, *Androsace villosa*, *Cerastium*, *Kobresia*, *Primula capitellata*	*Kobresia*, *Primula macrophylla*, *Saxifraga hirculus* (E), *Gentiana aquatica* (E), *Melandryum apetalum*, *Braya oxycarpa*, *Pedidulcaris*, *Carex*	*Primula macrophylla*, *Primula capitellata*, *Primula warshenewskiana*, *Kobresia*, *Lomatogonium carinthiacum*, *Pedicularis*, *Sweertia lactea*, *Oxyria digyna*, *Epilobium latifolium*
subalpin	*Lonicera semenowii*, *Potentilla phyllocalyx* (E), *Hymenolaena*, *Nepeta glutinosa* (E), *Cerasus*, *Rheum tibeticum*, *Paraquilegia grandiflora*, *Scutellaria*, *Dionysia tapetodes*	*Arnebia euchroma*, *Rheum*, *Artemisia rhodantha* (E) u. a. *Astragalus*, *Cousinia chionophila*, *Isopyrum anemonoides*, *Nepeta spathulifera*	Dornpolsterfluren *Astragalus*, *Acantholimon*, *Cousinea*, *Acanthophyllum*, *Onobrychis*, *Artemisia rhodanta* u. a. *Cicer*, *Nepeta podostachys*, *Leucopoa karatavica*, *Eremurus korshinskii*, *Eremurus kaufmannii*	Knieholzbestände (E) *Juniperus nana*, *Juniperus squamata* (SE), *Betula utilis* (SE), *Rhododendron collettianum* (SE), *Lonicera*, *Berberis*, *Ephedra*, *Rosa*, *Ribes*		Bachränder *Salix*, *Betula utilis* (E), *Populus*, *Hippophaë* (E), *Myricaria* (E), *Urtica*, *Epilobium latifolium* (E), *Oxyria digyna*

(W: vorwiegend in den zentralafghanischen Gebirgen, im westlichen Hindukusch,
E: nur in den Gebirgen in Ost-Afghanistan, also im Zentralen und Östlichen Hindukusch,
SE: in Nuristan und am Safed Koh)

daß es lange dauerte, bis der deutsche Geologe A. Schulz hingelangte und den Bergsturz beschrieb. Das Wasser des Sees staute sich immer höher, und man befürchtete eine Katastrophe bis hinunter ins Amudarya Tal, falls das Wasser den Damm überspülte und wegriß. Doch stellte sich ein Gleichgewicht ein. Heute ist der See 75 km lang und über 500 m tief. Es sickern dauernd $47\,m^3 \cdot sec^{-1}$ Wasser durch den Damm durch. Die Dammkrone liegt 40 m über dem Seespiegel. Der Zufluß beträgt $49\,m^3 \cdot sec^{-1}$, der Überschuß ($2\,m^3 \cdot sec^{-1}$) verdunstet von der Seeoberfläche.

Auch dem Forscher Agakhanyantz gelang der erste und zweite Versuch nicht, zum See zu gelangen. Er fand beim dritten Versuch auf dem 30 Jahre alten Damm einen *Ceratoides*-Strauch mit 70 «Jahresringen». Der Strauch hätte somit den 4 km tiefen Sturz überlebt, auch andere mit ihm.

Teil 8: Zonobiom VIII der borealen Nadelwaldzone (Taiga) Eurosibiriens

8.0 Einleitung

Die boreale Zone zieht sich auf der Nordhemisphäre südlich von der polaren Waldgrenze (Abb. 8.0.1) zirkumpolar um die Arktis herum; in Nordamerika umfaßt sie etwa 70 Längengrade, in Eurasien dagegen etwas über 160 Längengrade (Abb. 8.0.2).

Sie erfährt nur eine größere Unterbrechung durch den nördlichen Atlantischen Ozean und eine kleinere durch das Bering-Meer. Nördlich des ZB VIII bildet die Waldtundra das Zono-Ökoton VIII/IX, d. h. die Übergangszone zum Zonobiom IX.

Die Waldtundra besteht aus einem Makromosaik von Wald mit Tundra-Inseln, wobei die letzteren nach Norden immer mehr das Übergewicht erlangen bis die Waldinseln ganz verschwinden (p. 485). Island und die Südspitze Grönlands gehören zu diesem Zono-Ökoton.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen gemäßigten Gebieten ist das Zonobiom VIII



Abb. 8.0.1: Verlauf der polaren Baumgrenze (nach Tikhomirov 1962, aus Walter 1968). Sie wird in Eurosibirien durch folgende Baumarten gebildet: ○○○○ *Betula tortuosa*, △△△△ *Picea obovata*, ---- *Larix sibirica*, —— *Larix dahurica* und ●●●● *Betula ermani*, in Nordamerika von ▲▲▲▲ *Picea mariana* und *Picea glauca*.

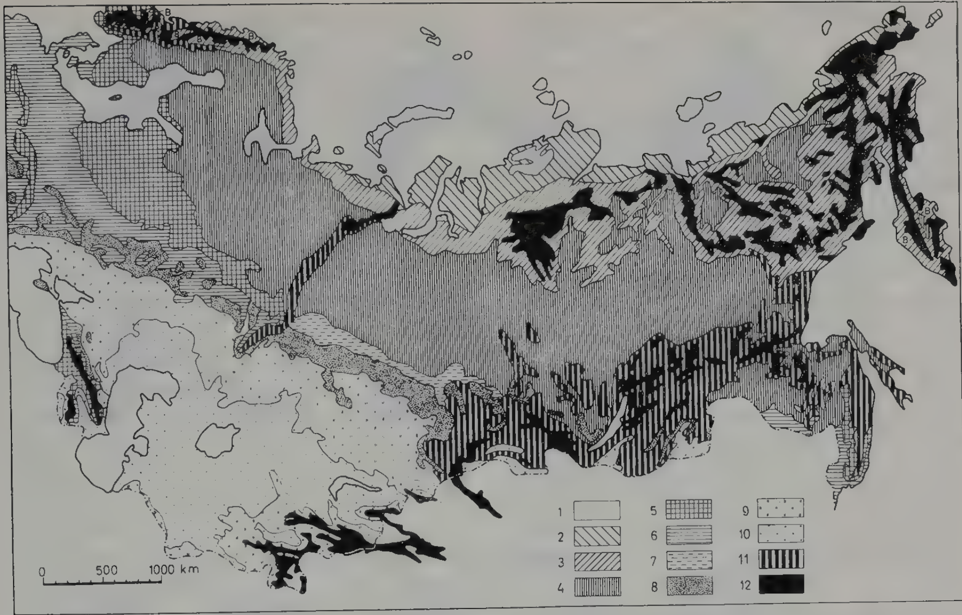


Abb. 8.0.2: Die Vegetationszonen Euro-Nordasiens (schematisch): 1 Arktische Wüste, 2 Tundra, 3 Zwergstrauch- und Waldtundra, 4 Boreale Nadelwaldzone, 5 Mischwaldzone, 6 Laubwaldzone, 7 kleinblättrige Laubwälder, 8 Waldsteppe, 9 Grassteppe, 10 Halbwüsten und Wüsten, 11 Gebirgsnadelwälder, 12 alpine Stufe der Gebirge (aus Walter 1968).

noch relativ wenig vom Menschen verändert worden (Hämet-Ahti 1983). Floristisch unterscheidet sich das nordamerikanische Gebiet von dem eurasischen relativ wenig. Klimatisch machen sich gewisse Besonderheiten bemerkbar, weil die eurasische Landmasse in dieser Breitenlage doppelt so groß ist und deshalb im zentralen Teil ein extrem kontinentales Klima herrscht, das in Nordamerika fehlt. Wir wollen im Band 3 nur die besser erforschte Biomgruppe des eurosibirischen Teils besprechen, die des nordamerikanischen dagegen erst in Bd. 4.

8.1 Das Klima (Subzonobiome)

Die boreale Nadelwaldzone oder «Taiga» reicht nach Norden in Osteuropa und Westsibirien etwa bis zum Polarkreis und nach Süden bis etwa zum 60. Breitengrad, auf der Kola-Halbinsel und in Finnland jedoch weiter nach Norden (bis 68–69° Nord), in Zentral- und Ost-Sibirien dagegen weiter nach Süden, ganz im Osten Sibiriens sogar bis zum 50. Breitengrad. In West-Ost-Richtung erstreckt sie sich dagegen fast um den halben Erdball herum (Abb. 8.0.2). Infolge dieser großen Ausdehnung ergeben sich sehr erhebliche Unterschiede des Klimas sowohl von Nord nach Süd, als auch von West nach Ost. Man pflegt deshalb von Norden nach Süden 3 Subzonobiome der Nördlichen, Mittleren und Südlichen Taigazone zu unterscheiden, die sich aus Nadelholzarten unter Beimischung von wenigen Weichholzarten, wie Birken *(Betula alba, B. pendula)*, Espen *(Populus tremula)*, Ebereschen *(Sorbus aucuparia)* und Weiden (*Salix* spp.) zusammensetzen. Nur in der Südlichen Taiga-Zone Europas kommen bereits einige Hartholz-Laubwaldarten, wie Eichen *(Quercus robur)*, Linden *(Tilia cordata)*, Spitzahorn *(Acer platanoides)* vor, aber die Fichte *(Picea abies)* bildet die obere Baumschicht, während die genannten Laubhölzer zur unteren Baumschicht gehören.

Viel stärker wirken sich die klimatischen Unterschiede in der West-Ost-Richtung aus. Die thermische Kontinentalität nimmt mit der Entfernung vom Atlantik ständig zu, d. h. die Winterzeit wird immer kälter und die Sommerzeit weniger ausgeprägt wärmer, so daß die Jahresmitteltemperatur nach Osten abnimmt (Abb. 8.1.1–8.1.12). In Ost-Sibirien treten die

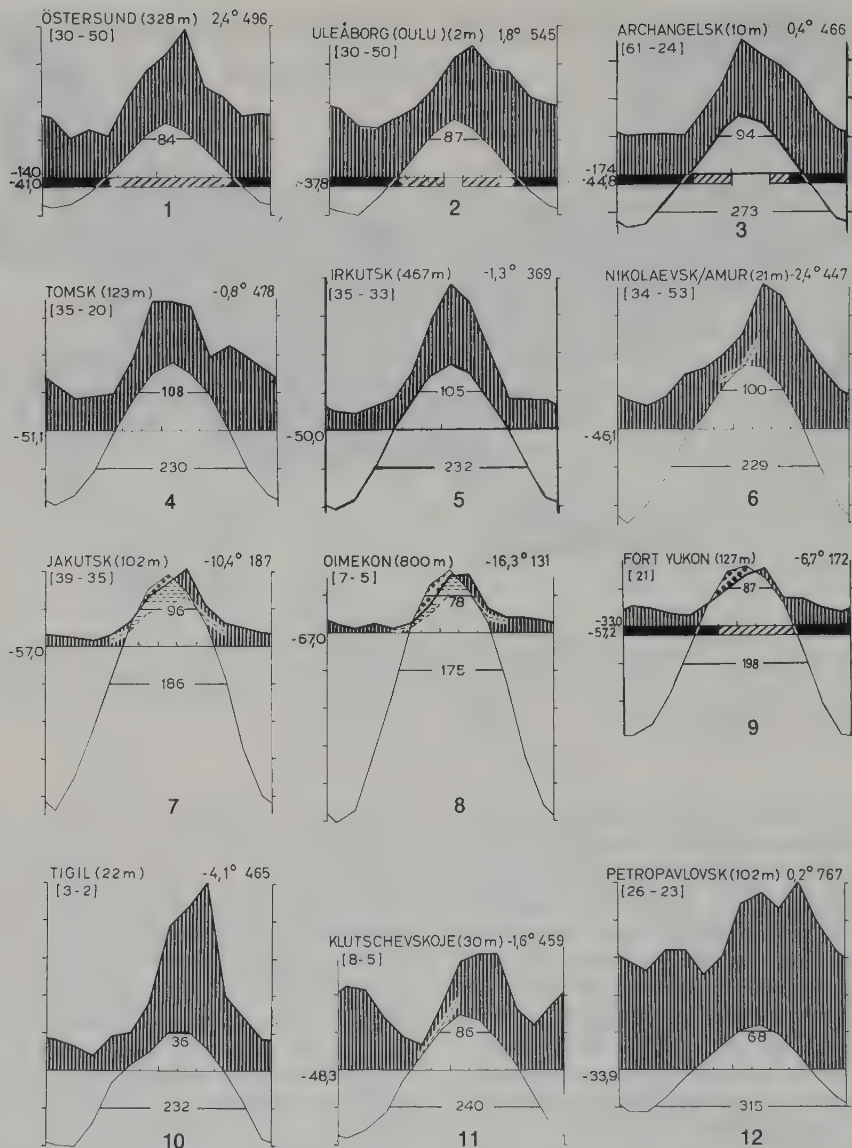


Abb. 8.1.1–8.1.12: Klimadiagramme von Stationen aus dem europäischen Zonobiom VIII (1 Schweden, 2 Finnland, 3 am Weißen Meer), aus dem sibirischen Raum (4 am Ob, 5 am Baikalsee, 6 an Amur-Mündung ins Okhotskische Meer), 7 und 8 aus dem extrem kontinentalen Gebiet (Kältepol) Ostsibiriens und 9 kälteste Station Nordamerikas (zum Vergleich), dazu aus Kamchatka (10 an der Westküste 58° 5′N, 11 im Längstal 56° N und 12 an der Ostküste 55° N).

tiefsten Temperaturen auf (Kältepol der Nordhemisphäre, Diagramm 8). Die atlantischen Küstengebiete sind stark ozeanisch getönt; denn sie werden durch den warmen Golfstrom an der Küste Westeuropas begünstigt. Seine mildernde Wirkung ist in Norwegen sehr ausgeprägt (das Meer gefriert hier nicht), in Südschweden und Finnland schon etwas abgeschwächt, jedoch liegen alle Monatsmittel noch meistens über –10 ° C, während das Klima des ZB VIII in Ost-Europa schon deutlich kontinental ist (Diagramm 3) mit 3 Monaten unter –10 ° C.

Die Klimadiagramme 4–6 von Stationen aus Sibirien zeigen von Westen nach Osten eine

weitere Zunahme der Kontinentalität mit dem Extrem in Ostsibirien (Diagramm 7–8) und die nur geringe Abnahme derselben an der Küste des Okhotskischen Meeres (Diagramm 6).

Erst an der pazifischen Küste hat die Halbinsel Kamchatka wieder ein ozeanisches Klima, insbesondere an der Ostküste (Diagramme 10–12).

Die Zahl der Tage mit Temperaturmitteln über 10 °C liegt zwischen 120 (Minimum für Hartholz-Laubarten) und 30 (ungefähres Minimum für die Fichte u. a. Nadelholzarten).

Diese Reihe zeigt sehr deutlich das Absinken der Jahresmitteltemperatur und der Temperaturminima mit zunehmender Kontinentalität. Auch die Temperaturdifferenz zwischen dem wärmsten und dem kältesten Monat nimmt zu und erreicht in Ostsibirien bis zu 63 °C, die Differenz zwischen den absoluten Temperaturwerten sogar über 100 °C. Im kontinentalen Teil sind die Winter relativ schneearm, aber die Sommer bleiben immer deutlich humid, wenn auch kurze Trockenperioden vorkommen, so daß Waldbrände durch Blitzschlag überall möglich sind. Nur im extremen Ostsibirien (Yakutien) ist, wie das Klimadiagramm von Yakutsk und Oimyakon (Abb. 8.1.7 und 8) zeigt, der Sommer durch eine Dürrezeit gekennzeichnet, das Klima somit leicht arid, was durch das lokale Auftreten von Brackböden mit halophiler Vegetation bestätigt wird (p. 401). Wenn trotzdem die helle Taiga auch dort vorherrscht, so ist das, wie wir sehen werden, durch den Permafrostboden bedingt. Wenn die Jahrestemperatur weit unter 0 °C liegt, muß *Permafrost,* d. h. ewige Gefrornis in einer bestimmten Tiefe im Boden auftreten. Dort, wo die Jahrestemperatur seit der letzten Glazialzeit immer unter 0 °C lag, reicht diese gefrorene Bodenschicht bis in sehr große Tiefen von über 200 m hinab. Nur die oberen Bodenschichten tauen im Sommer auf und ermöglichen damit einen Waldwuchs, weil durch das fortschreitende Auftauen des Bodens in die Tiefe den Baumwurzeln auch im ariden Sommer Wasser zur Verfügung steht. Die Ausdehnung der Permafrostgebiete zeigt Abb. 8.1.13.

Das Klima der Südlichen, Mittleren und Nördlichen Taiga-Unterzonen wird durch folgende Angaben für Osteuropa charakterisiert.

1. In der Südlichen Taiga beträgt das Jahresmittel der Temperatur 3,6 °C im Westen und

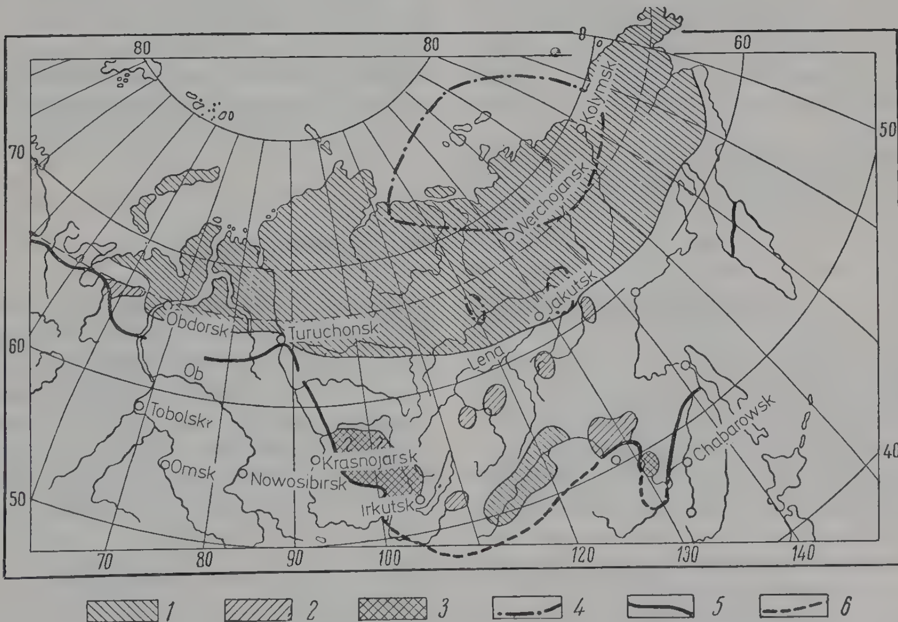


Abb. 8.1.13: Verbreitung des Permafrostboden in Eurasien (nach Sumgin, aus Walter 1974). 1 Gebiet der geschlossenen Verbreitung, 2 Permafrostboden inselförmig fehlend, 3 Permafrostboden nur inselförmig vorkommend, 4 Gebiet mit Permafrostboden bis in Tiefen über 150 m reichend, 5 Südgrenze des Permafrostbodens, 6 dasselbe außerhalb der USSR, weiße Flächen sind Flächen, für die Angaben über Permafrost fehlen.

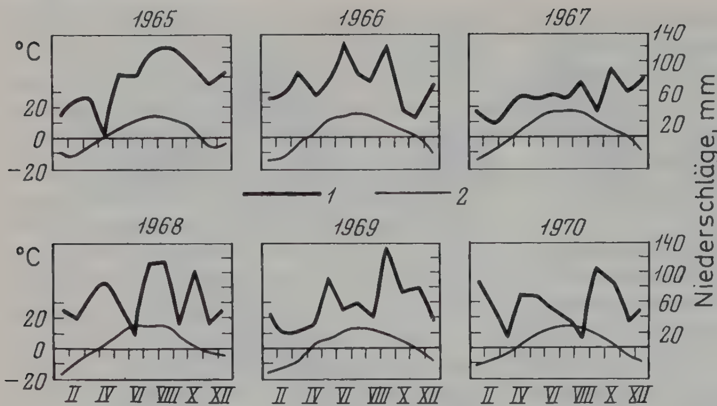


Abb. 8.1.14: Klimatogramm für die Jahre 1965–1970 aus der Südlichen Taigazone, Gebiet Yaroslavl (nach ORLOV 1974). Dünne Linie = Temperaturkurve, dicke = Niederschlagskurve. Das Klima ist humid.

2,5 °C im Osten, das Januarmittel −11 °C, das Julimittel +18 °C, die frostfreie Zeit 122 Tage, die Dauer der Vegetationszeit (>5 °C), d. h. mit Tagesmitteln über 5 °C etwa 160–173 Tage, die Vegetationszeit (>10 °C) etwa 127 Tage (vom 15. V. bis 18. IX; frühester Beginn 29. IV., spätester 3. VI.). Die permanente Schneebedeckung beginnt zwischen dem 10. und 25. November und verschwindet am 10.–18. April. Die maximale Mächtigkeit der Schneedecke beträgt etwa 40 cm. Das absolute Temperaturminimum ist −49 °C. Die Jahresniederschläge sind 700 (500–900) mm, das Regenmaximum liegt im Juli (bis September). Die Birken ergrünen am 6.–14. V., *Prunus padus* blüht am 18.–24. V. auf. Die Klimatogramme für 1965–1970 zeigt Abb. 8.1.14.

2. Die Mittlere Taiga ist schon sehr viel kälter: Auf dem 64 ° 30 ′ N ist das Jahresmittel bereits −2,2 °C, das Januarmittel −19,9 °C, das Julimittel bei +14,6 °C. Das absolute Minimum erreicht −53 °C, das absolute Maximum +30 °C. Die Dauer der Vegetationsperiode (>5 °C) ist 121 Tage (22. V.–22. IV.), die der frostfreien Zeit 85 Tage (18. VI.–2. IV.). Die Temperatursumme über 5 °C ist 1340 °C, über 10 °C 1058 °C. Die Jahresniederschläge sind 642 mm, davon fallen 417 mm während des Sommerhalbjahres. Die potentielle Evaporation wird mit 270 mm angegeben, somit ist der Humiditätsgrad (Niederschlag/Evaporation) mit 2,4 höher als in der südlichen Taiga mit etwa 2,0.

3. Noch ungünstiger sind die klimatischen Verhältnisse in der Nördlichen Taiga (vgl. p. 378). Die Wälder sind bereits so kümmerlich und der Holzzuwachs so niedrig, daß ihre forstliche Nutzung sich nicht mehr lohnt. Das Klima ist noch humider, so daß ein großer Teil der Fläche auf Moore entfällt. Sehr genaue Temperatur- und Niederschlagsangaben für die einzelnen Monate in der USSR findet man auf den zahlreichen Karten im russischen Atlas «Fisiko-Geograficzeskij Atlas Mira», Moskva 1964.

Für das etwas ozeanischere Finnland liegen Angaben über die Dauer des beblätterten Zustandes der Birke auf verschiedenen Breitengraden vor (vgl. Tab. 8.1, aus RUBNER 1953).

8.2 Zonale Böden

Der zonale Bodentypus des Zonobioms VIII ist der *Podzol-Boden* mit einem Rohhumushorizont (A_1) und dem Bleicherdehorizont (A_2 bzw. A_e) sowie dem darunterliegenden Anreicherungshorizont (B). Das Profil ist besonders deutlich ausgebildet bei leichten, tonarmen Böden. Ortsteinbildung findet in der borealen Zone nur selten statt, im Gegensatz zum viel

Tab. 8.1: Dauer des belaubten Zustands der Birke und Datum des Austriebs und des Laubfalles

	60° N	61° N	62° N	63° N	64–66° N	66–69° N	
Dauer:	145	142	140	130	118	114 Tage	(im Mittel)
Austrieb am:	17. V.	19. V.	18. V.	23. V.	29. V.	3. VI.	(mittleres Datum)
Laubfall am:	9. X.	6. X.	5. X.	24. IX.	24. IX.	25. IX.	(mittleres Datum)

häufigeren Auftreten in dem atlantischen Heidegebiet Westeuropas (vgl. Abb. 1.2.1).

Bei schweren Böden tritt im humiden ZB VIII leicht Vernässung ein, so daß sich oft Gley-Podzole bilden. Im nördlichen Teil des ZB VIII ist die Humuszersetzung gehemmt, die Humusschicht wird mächtiger und bei Vernässung kommt es zur Torfbildung.

Die typischen Podzolböden findet man unter Fichtenwäldern, unter Birken fehlen sie. Die Fichtenstreu zersetzt sich sehr langsam, sie reichert sich in der obersten Streuschicht an, diese wird auch als Förna (F) bezeichnet. Die Zersetzung erfolgt bei saurer Reaktion durch Pilzhyphen. Es entsteht ein dichter *Rohhumushorizont* und ein typisches Podzolprofil mit einem Bleicherde-Horizont.

Folgendes Beispiel I ist ein typisches Profil auf leichtem Sandboden, das Beispiel II ein untypisches auf schwerem Lehmboden:

I. Sand

F	Streu, vorwiegend aus Fichtennadeln bestehend
$A_0 + A_1$	Dunkel bis schwarzer, faseriger Rohhumus aus im oberen Teil wenig, im unteren Teil stark zersetzter Streu.
$A_2 = A_e$	Ausgebleichte, aschgraue, sandige, in trockenem Zustand beinahe weiße Schicht. Mächtigkeit meist bedeutend größer als A_1.
B	Rostfarbig-braune, im feuchten Zustand zähe, im trockenen harte Schicht. Mächtigkeit oft geringer als A.
C	Unveränderter sandiger Untergrund

II. Lehmiger Boden im Gebiet nördlich des Ilmensees.

F	Streuschicht aus Fichtennadeln
A_1	12–15 cm, grau und feinkörnig
$A_2 = A_e$	8–12 cm, etwas gebleicht, ziemlich dicht, aber leicht blätterig, fast weiß. Beim Austrocknen noch heller werdend und mehlig zerfallend mit einzelnen rostfarbenen Konkretionen.
B	20 cm, sehr feste, tonige Masse mit zahlreichen, dunklen bis braunen Konkretionen, Färbung ziemlich bunt; weißlich, gebleichte Flecken (Gleybildungen) wechseln mit rötlichen Adern des unveränderten Untergrundes.
C	Untergrund: sehr fester, rotbrauner Lehm.

Im einzelnen gibt es sehr viele abweichende Profile.

Podzolböden sind sehr arme Böden; deshalb wurde die boreale Zone sehr spät besiedelt. Neben dem Ackerbau (Hauptgetreideart ist der anspruchslose Roggen, daneben auch etwas Gerste) spielt die Weidewirtschaft auf sekundären feuchten Wiesen eine Rolle. Aber die Böden sind doch nicht so arm wie die der humiden Tropen (vgl. Band 2); denn in der oft mächtigen Humusschicht wird eine gewisse Menge an N und an P gespeichert, die beim Humusabbau frei wird.

Den Abbau der Rohhumusschicht haben Tamm und Pettersson (1969) im Laboratorium bei Lufttemperatur unter aeroben Bedingungen studiert. Mehr als ⅓ der organischen Substanz ging in zwei Jahren verloren, etwa 25% des Stickstoffs wurde mineralisiert, vorwiegend zu Ammonium. Kalkung verminderte die N-Ausscheidung, oft sogar ganz, förderte sie jedoch im B-Horizont, ebenso wie die Nitratbildung.

Auf die Bodenverhältnisse in der südlichen Taigazone Osteuropas geht sehr ausführlich Orlov et al. (1974) ein. Auf den schweren Böden findet man die verschiedenen Typen der Piceeta, auf den leichten die der Pineta. Es werden der Wasser- und Nährstoffgehalt behandelt.

In der südlichen Taigazone mit Laubholzbeimischung bildet sich eine leichter zersetzbare Streu und die Humusschicht nimmt *Moder*-Charakter an. Infolgedessen ist auch die Podzolierung schwächer, der Bleichhorizont ist nicht so deutlich ausgebildet und man spricht von *leicht podzoligen Böden*, die noch südlicher im Laubwaldgebiet (ZB VI) in *Graue Waldböden* übergehen (vgl. p. 155). Die ganze boreale Zone Osteuropas war im Pleistozän vereist, so daß die Böden sich aus pleistozänen Ablagerungen entwickelt haben (Abb. 1.10.3). Es handelt sich um junge Böden.

8.3 Die Produzenten

Die Kontinentalitätsunterschiede innerhalb des Zonobioms VIII Eurosibirien machen sich floristisch bemerkbar. Im ozeanischen Klimabereich von Norwegen fehlt die Fichte fast ganz. Die Taigazone ist somit eigentlich nicht entwickelt. Der lichte Wald besteht aus Birken und Kiefern. Die Baumgrenze in der Waldtundra wird in Nord-Skandinavien und auf der Kola-Halbinsel von *Betula tortuosa* gebildet, die man als Subspecies von *Betula alba* betrachten kann. Sie ist niederwüchsig und hat einen unregelmäßig gekrümmten Stamm. Teilweise wächst sie strauchig, östlich des Weißen Meeres bis zum Ural bildet die Fichte die Waldgrenze und zwar *Picea*

obovata, die mit der europäischen Fichte *Picea abies (= P. excelsa),* bastardiert, wobei sich verschiedene Zwischenformen bilden, die DYRENKOV (1978) als *Picea (fennica)* zusammenfaßt. *Picea obovata* kommt als einzige Fichtenart in der sibirischen Taiga vor. Ihr Areal reicht jedoch nicht bis zur polaren Baumgrenze; diese wird vielmehr von Lärchenarten gebildet und zwar in Westsibirien bis etwa zum Yenisey durch *Larix sibirica,* dann in Ost-Sibirien durch *Larix dahurica.* Im ozeanisch getönten Klima von Kamchatka wird die Waldgrenze wieder (wie im Westen) von einer Birkenart gebildet, der *Betula ermanii,* zusammen mit einer Krummholzkiefer, der *Pinus pumila,* die fünfnadelige Kurztriebe ausbildet. Im ganz extrem kontinentalen Ost-Sibirien herrscht *Larix dahurica* vor und bildet dort reine Lärchenwälder – die «Lichte Taiga», während westlicher sich der *Larix sibirica* meist noch beimischen *Picea obovata, Abies sibirica* und *Pinus sibirica,* die der *Pinus cembra* (Alpen-Arve, Zirbelkiefer mit fünfnadeligen Kurztrieben) nahesteht und früher auch als *Pinus cembra* ssp. *sibirica* bezeichnet wurde. Diese Nadelholzmischwälder sind sehr schattig und bilden die «Dunkle Taiga» West-Sibiriens, die über den Ural in den äußersten Nordosten von Europa herüberreicht. Besonders schattig sind die Reinbestände von *Abies sibirica.* Sie werden deshalb als «Chernevaya Taiga» (Schwarze oder Finstere Taiga) bezeichnet.

Die Lärchen im nördlichen Ost-Europa werden heute von der Art *Larix sibirica* abgetrennt und in der Flora Europaea als *Larix russica* (ENDL.) SABINE ex TRAUTV. 1884, von den russischen Botanikern aber als *Larix sukaczewii* DYLIS bezeichnet. Letztere bildet

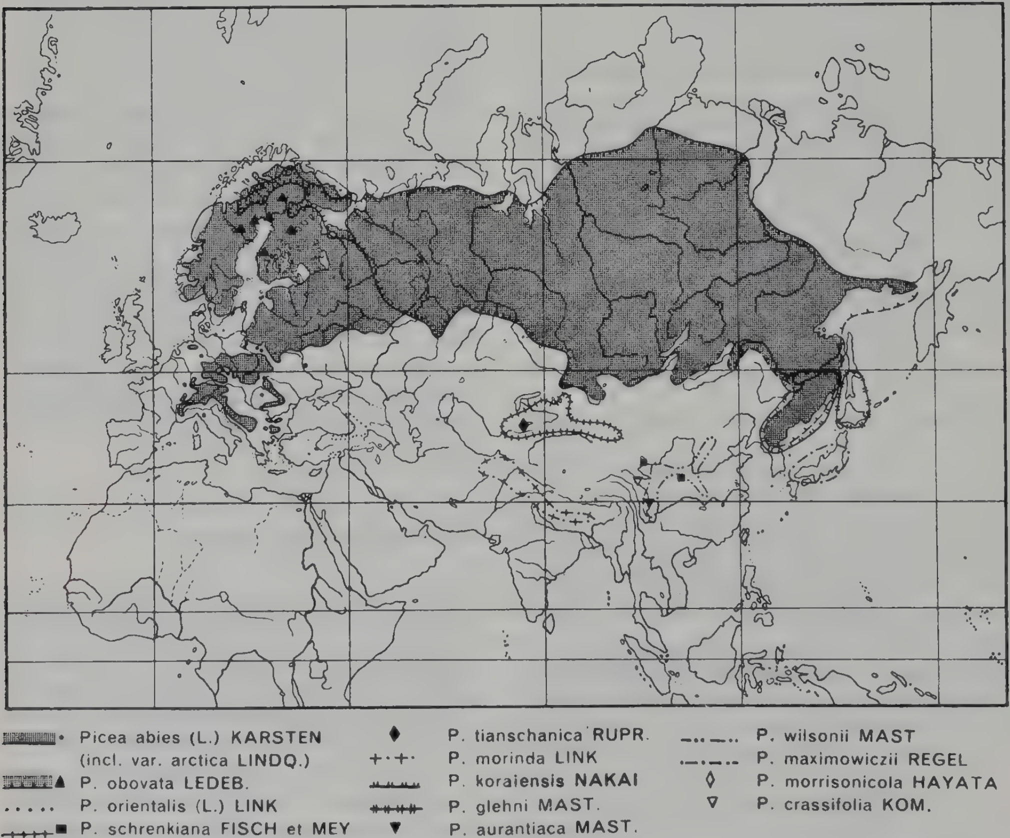


Abb. 8.3.1: Verbreitung der eurasiatischen *Picea*-Arten (nach MEUSEL-JÄGER-WEINERT 1965, wie auch Abb. 8.3.2–8.3.5). Die europäische *Picea abies (exelsa)* ist mit der mehr nordasiatischen *Picea obavata* durch Übergangsformen (Hybriden) verbunden, die man als *Picea fennica* zusammenfassen kann. Von der mittelasiatischen *Picea schrenkiana* wird neuerdings die *Picea asperata* abgetrennt. Die letzten 7 Arten sind süd- und südostasiatische Geoelemente. Im illyrischen Raum kommt als Tertiärrelikt *Picea omorica* vor.

namentlich auf Kalkgestein an der Pinega Reinbestände und kommt westwärts bis etwa 36° E südwärts bis etwa 57° N vor.

Im ganzen eurasiatischen Taiga-Gebiet findet man außerdem die Kiefer *Pinus sylvestris*, von der man sehr viele Formen unterscheidet (*Pinus lapponica, P. uralensis* usw.). Sie bildet aber keine zonale Vegetation (höchstens in Gebirgen bestimmte Höhenstufen), sondern füllt nur Lükken aus z. B. auf Brandflächen, auf armen Sanden, auf Moorböden, auf Felsböden usw. Es sind Ökoklin-Reihen (vgl. Band 1, p. 197).

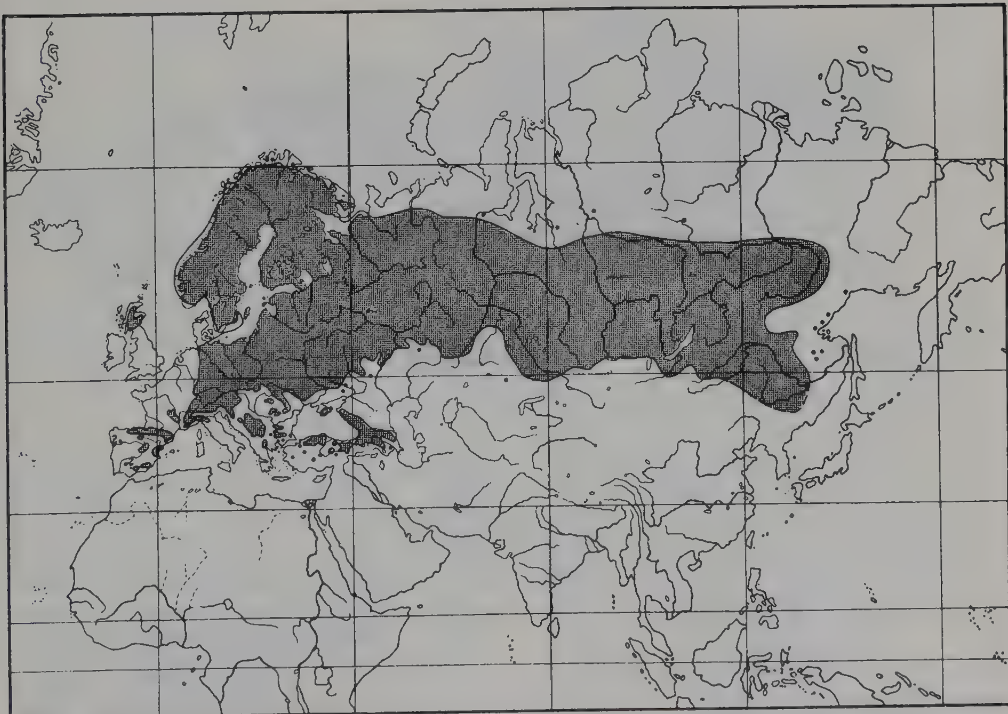
Diese floristischen Unterschiede werden vor allem durch die verschiedene Kälteresistenz der Arten bedingt. Aber auch die milden Winter der ozeanischen Küstengebiete, die zugleich schneereich sind, sagen den Taiga-Nadelhölzern nicht zu. Deshalb werden sie dort durch die Birke abgelöst, zu der sich nur *Pinus sylvestris* hinzugesellt.

Auf der Abb. 1.10.3 sind die Endmoränen (oft kalkhaltige Ablagerungen) und die großen Flächen mit fluvio-glazialen Sanden und Kiefernwäldern angegeben. Die Südgrenze der erratischen Blöcke (Findlinge) mit den zwei zungenförmigen Ausbuchtungen der vorletzten Glazialzeit reicht in die Steppenzone mit ihren mächtigen Lößablagerungen hinein.

Auf die floristische Zusammensetzung der Baumschicht sind wir bereits eingegangen. Die Areale der wichtigsten Nadelholzarten zeigen die Abb. 8.3.1–8.3.5. Je nach dem Klima herrscht die eine oder andere Nadelholzart vor.

8.3.1 Die europäische Taiga

Wir beschränken uns zunächst auf die osteuropäischen Fichtenwälder. Im Gebiet von Leningrad, Vologda, Arkhangelsk und der ASSR Komi sind noch sehr große Flächen von der zonalen Vegetation als Fichtenurwälder vorhanden. Mit ihrer Struktur und Dynamik der Baumschicht hat sich sehr eingehend Dyrenkov (1981, 1984) beschäftigt, wobei es sich zeigte, daß die Struktur der einzelnen Bestände sehr verschieden und dynamisch ist. Sie ändert sich zyklisch (vgl. Bd. 1, p. 131–135), doch sind die Zyklen sehr unregelmäßig und durch Katastrophen (großflächige natürliche Waldbrände) zusätzlich gestört.



▒ • Pinus silvestris L.s.l.

Abb. 8.3.2: Areal der am weitesten verbreiteten Nadelholzart *Pinus sylvestris* mit vielen Ökotypen bzw. Ökoklinen.

Einige typische Waldprofile mit Angabe der relativen Stammzahl für die verschiedenen Altersklassen der Bäume und deren Holzmaße in $m^3 \cdot ha^{-1}$ zeigt Abb. 8.3.6. Die Profile von oben nach unten stellen dar:

1. die Optimalphase eines gleichmäßigen Bestandes mit der größten Anzahl der Bäume im Reifealter (Abb. 8.3.7),
2. einen plenter-artigen Bestand mit einer gleichmäßigen Abnahme der Baumzahl mit zunehmendem Alter, wobei alle Altersklassen vertreten sind,
3. einen plenterschlagartigen Bestand mit Jungwuchs in Gruppen angeordnet.

Bei diesen drei Strukturarten ist der Holzvorrat ziemlich gleich und maximal.

4. zeigt eine vorgeschrittene Jungphase mit vorwiegend etwas älteren wüchsigen Bäumen (Abb. 8.3.8),
5. eine bereits alternde Phase, die einzelne Lücken mit Jungwuchs aufweist (Abb. 8.3.9),
6. eine Verjüngungsphase mit wenigen alten Bäumen und viel Jungwuchs.

Bei den drei letzten Bestands-Strukturen ist der Holzvorrat geringer. Alle diese Phasen gehören zu einem unregelmäßigen Zyklus. Der Urwald ist somit nicht statisch, also kein Klimaxstadium, sondern im höchsten Grade dynamisch mit einer sich ständig ändernden Struktur mit sehr verschiedenem Holzvorrat. Aber alle diese Phasen gehören zu dem zonalen Typus der Piceeta hylocomiosa auf typischen zonalen Podsolböden des ZB VIII, das im Schema auf Abb. 8.3.10 eine zentrale Stellung einnimmt. Die Baumschicht besteht aus fast reiner *Picea*, die Strauchschicht ebenfalls aus dem Jungwuchs dieser Art, der Boden ist dicht von Hypnaceen-Moosen bedeckt (*Hypnum splendens, Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis*, aber auch *Dicranum*-Arten). In der Krautschicht herrscht oft *Vaccinium myrtillus* absolut vor, oder aber auf schwach-podzoligen Böden verschiedene Kräuter, vor allem *Oxalis acetosella* mit *Trientalis europaea, Maianthemum bifolium, Melampyrum sylvaticum, Linnaea borealis, Ramischia (Pyrola) secunda* u. a. Entspre-

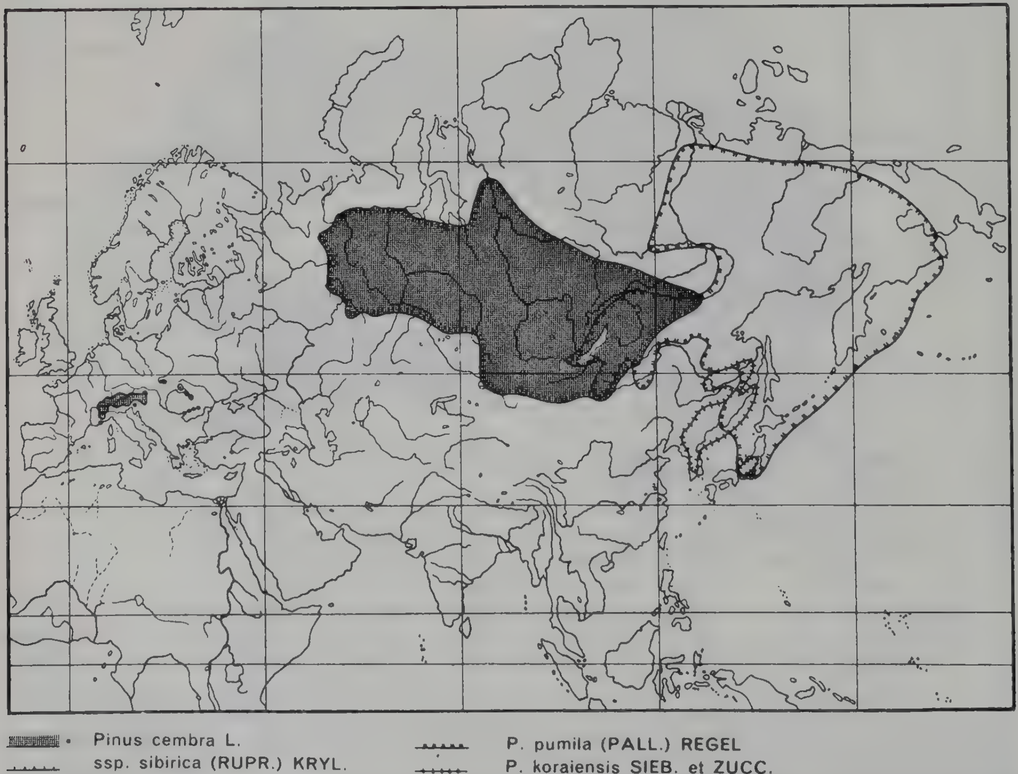


Abb. 8.3.3: Areal von *Pinus cembra* und der ssp. *sibirica*, die meist *Pinus sibirica* genannt wird. Die strauchige *P. pumila* in Ostasien hat ebenfalls 5-nadelige Kurztriebe.

chend unterscheidet man im ersten Falle ein Piceetum myrtillosum, im zweiten das Piceetum oxalidosum.

Diese Gesellschaften sind nicht scharf abgegrenzt. Die Übergänge werden als Piceetum oxalido-myrtillosum bzw. als P. myrtillo-oxalidosum bezeichnet. Wenn auf schweren Böden eine zunehmende Vernässung eintritt, so werden die oben genannten Hypnaceen-Moose von dem Moos *Polytrichum commune* verdrängt und bei gewisser Vermoorung (mit Torfbildung) durch *Sphagnum girgensohnii.* Entsprechend unterscheidet man die Gruppen der Piceeta polytrichosa und die der Piceeta sphagnosa. Letztere leiten bei noch stärkerer Vermoorung zu den Hochmooren über, ohne Baumbestand und mit einer Moosdecke aus verschiedenen Torfmoosen (*Sphagnum* spp.) mit einem Mosaik von Bülten und Schlenken.

In dieser Reihe nimmt die Bedeutung von *Vaccinium myrtillus* ständig ab und in der Krautschicht treten dafür *Vaccinium uliginosum* mit anderen Zwergsträuchern und die für Moore typischen Cyperaceen auf.

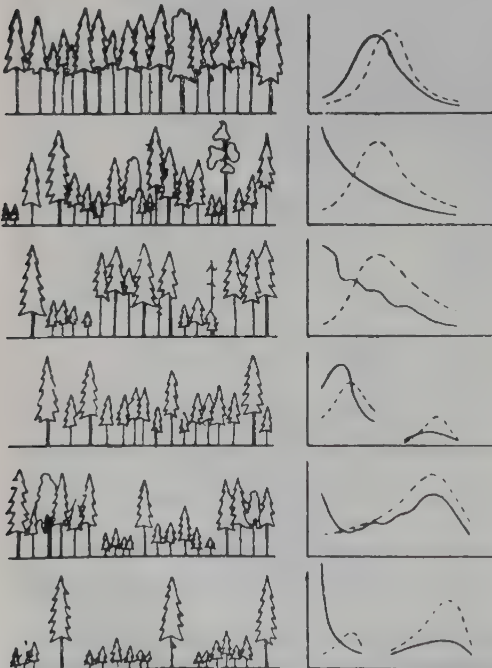
Andererseits leitet das Piceetum oxalidosum bei nur noch leicht podzoligen Böden zu einer anderen ökologischen Reihe in südlicheren Gebieten über, in der zunehmend nemorale Kräuter, also Arten der Laubwälder auftreten. Diese Wälder werden als Piceeta subnemorosa oder, wenn in der unteren Baumschicht Laubbäume hinzukommen (vor allem Linde), als Piceeta nemorosa zusammengefaßt. Zu letzterem gehört z. B. die noch genauer zu behandelnde Assoziation des Piceetum asperulo-tiliosum mit *Tilia cordata* in der unteren Baumschicht und dem Waldmeister *Asperula (Galium) odoratum,* in der Krautschicht. Die Humusschicht besteht



Abb. 8.3.4: Areal von *Larix decidua* (mit var. *polonica*), *L. sibirica,* deren europäische Vorkommen als *L. sukaczewii* oft abgetrennt werden, und *L. dahurica.* Die übrigen sind süd- und südostasiatische Geoelemente.

Abies MILL.

Abb. 8.3.5: Die euroasiatische Taiga-Art *Abies sibirica* wird in Nordamerika durch *A. balsamea* vertreten. Im Westkaukasus kommt *Abies nordmanniana* vor, im Tyen Shan *A. semenovii*. Die übrigen *Abies*-Arten gehören nicht zu den borealen Elementen.



in diesem Falle nicht mehr aus Rohhumus, sondern aus Moder, d. h. einer Humusschicht, in der noch gewisse unzersetzte Pflanzenteile erkennbar sind, während das bei Mull nicht mehr der Fall ist. Zwergsträucher fehlen fast ganz. Die Fortsetzung dieser Reihe bilden die Laubwälder des ZB VI. Eine weitere ökologische Reihe läßt sich von der zentralen Gruppe der Piceeta hylocomiosa bei zunehmender Trockenheit des Bodens (sandige Böden) ableiten. *Vaccinium myrtillus* wird bei diesen durch *Vaccinium vitis-idaea* ersetzt und an Stelle der Moose breiten sich Flechten, vor allem *Cladonia*-Arten aus (Reihe A).

Abb. 8.3.6: Schematische Waldprofile verschiedener Phasen der Fichtenurwaldbestände der borealen Zone (nach DYRENKOV 1984). Die ausgezogene Kurve gibt die relative Stammzahl der verschiedenen Altersklassen der Bäume an (Abszisse: der Stammdurchmesser DBH, d. h. ihr Alter von links nach rechts zunehmend) und die gestrichelte den entsprechenden Holzvorrat in $m^3 \cdot ha^{-1}$.







Abb. 8.3.7–8.3.9: Verschiedene Phasen der Fichtenwälder (Foto Dyrenkov): 8.3.7 relativ gleichalter Bestand (Optimalphase), 8.3.8 vorgeschrittene Jungphase mit etwas älteren raschwüchsigen Bäumen und 8.3.9 Alterungsphase mit toten Baumstämmen und Jungwuchs in hellen Lücken. Alle Phasen gehören zum Typus des Piceetum myrtillo-hylocomiosum der zonalen Vegetation.

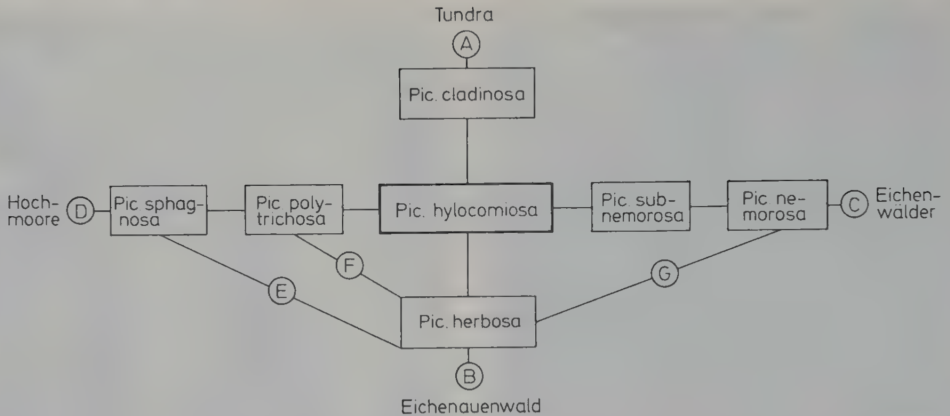


Abb. 8.3.10: Schema der ökologischen Reihen von den Piceeta (Pic.), also den Fichtenwald-Gemeinschaften (nach SUKACHEV, aus ALEKHIN 1951) mit den Pic. hylocomiosa im Zentrum und den Hauptreihen: A – zur Tundra überleitend, B – zu den Eichenauenwäldern, C – zu den Eichenwäldern und D – zu den Hochmooren. E–G sind Nebenreihen mit Übergangsgesellschaften.



Abb. 8.3.11: Fichtenurwald in E-Finnland (Foto E. WALTER).

Das Piceetum vacciniosum (mit *Vaccinium vitis-idaea*) leitet somit zur Gruppe der Piceeta cladoniosa über, die nur an der Taiga-Tundra-Grenze auftreten, während sonst auf trockenen Sandböden die Fichte durch die Kiefer *(Pinus sylvestris)* ersetzt wird. Entsprechende Piceeta cladoniosa sind bei einem trockenen Klima in Kanada viel weiter verbreitet (vgl. Bd. 4). Schließlich unterscheidet man noch eine ökologische Reihe bei Vernässung durch fließendes Grundwasser in den Flußtälern mit Fichten-Auenwäldern. Dieser feuchte, nährstoffreiche und sauerstoffreiche Boden begünstigt das Wachstum hoher Kräuter (Hochstauden) wie z. B. *Aegopodium podagraria, Geum rivale* u. a. vor allem aber auch Farne (*Dryopteris* etc.). Man faßt diese Gesellschaften zu den Piceeta herbosa zusammen, zu denen auch das farnreiche Piceetum dryopteridosum gehört. Wenn die Moder-Humusschicht nur wenig sauer ist, mischen sich zunehmend *Populus tremula* und *Betula* der Baumschicht bei. Bei noch stärkerer nicht saurer Vernässung verschwindet die Fichte ganz. Es bilden sich dann Espen-Auenwälder mit Hochstauden im Unterwuchs, wie *Angelica sylvestris, Cirsium oleraceum, Filipendula ulmaria* u. a.

Die ausgeführten Zusammenhänge werden durch ein Schema (Abb. 8.3.10) mit den Reihen A–D zusammengefaßt, sowie den Nebenreihen E, F, G, den Auenwäldern von den ärmsten Gewässern bis zu den nährstoffreichsten der borealen Zone. Einen typischen Fichtenurwald des Piceeta hylocomiosa-Typus in Finnland zeigt Abb. 8.3.11.

Scharfe Abgrenzungen sind nirgends vorhanden, die Übergänge von einer Gruppe zur anderen sind immer gleitend. Dieses Schema gilt für die ganze osteuropäische Taiga. Als zonale Vegetation müssen wir die zentrale Gruppe bezeichnen (Piceeta hylocomiosa), die Reihen leiten zu den Pedobiomen über: die Reihe A zum Psammobiom, die Reihe B zum Helo- bzw. zum Amphibiom mit ständiger oder wechselnder Feuchtigkeit, die Reihe D zum nährstoffarmen Peino-Helobiom (Moore), während die Reihe C für die südliche Taiga gilt und über das Zono-

Ökoton VIII/VI zum Zonobiom VI, der Laubwälder, überleitet. Die Reihe A findet man, wie erwähnt, nur in der nördlichen Taiga, da nach Norden die Vermoorung der Taiga zunimmt, so spielt die Reihe D im Norden eine größere Rolle, die Reihe B jedoch sowohl im Norden, wie auch im Süden. Die floristischen Unterschiede in den reinen Fichtenwäldern der Südlichen, der Mittleren und der Nördlichen Taiga sind relativ gering. Mit zunehmendem Anteil der Moose treten im Norden boreo-arktische Elemente, wie *Rubus chamaemorus, Empetrum hermaphroditum, Chamaedaphne, Periclymenum (Cornus) suecicum* oder arktische Elemente, wie *Phyllodoce, Loiseleuria procumbens* und die Weiden *Salix phylicifolia* und *S. lapponum* häufiger auf. Im Gegensatz dazu machen sich in der südlichen Taiga immer häufiger nemorale Arten der Laubwälder bemerkbar, wie *Asperula, Pulmonaria, Galeobdolon, Stellaria holostea* u. a.

Der Hauptunterschied zwischen der Nördlichen, Mittleren und Südlichen Taiga ist jedoch die *Abnahme der Produktivität der Fichte* von Süden nach Norden. Die jährliche Holzproduktion, also die Jahrringbreite und das Höhenwachstum werden umso geringer, je weiter im Norden die Bestände stocken, eine für die Forstwirtschaft besonders wichtige Tatsache. Das geht aus folgender Tabelle hervor:

Tab. 8.2: Wuchsleistung (d. h. die Bonität) der Fichtenwälder der zonalen Vegetation auf gut dränierten Böden, also der zonalen Piceeta hylocomiosa, die, ebenso wie die Deckung, nach Norden immer mehr abnimmt

Boreale Subzonen	Mittl. Baumhöhe	Mittl. Bonität	Deckung
Nördliche Taiga	15–17 m	IV–V	40–50%
Mittlere Taiga	18–20 m	III–IV	70–80%
Südliche Taiga	25–27 m	II–I	70–80%

Je nach dem Standort, seinem Grad der Vernässung ist der Zuwachs ebenfalls verschieden. Das zeigt die Abb. 8.3.12 für die Mittlere Taigazone.

Kiefernwälder der Taigazone

Wie bereits erwähnt, bildet die Kiefer *(Pinus sylvestris)* keine zonale Vegetation. In Band 1, p. 77ff. hatten wir darauf hingewiesen, daß die Kiefer auf Brandflächen auftritt, nach einem kurzen Vorstadium mit Birken und Espen. Die

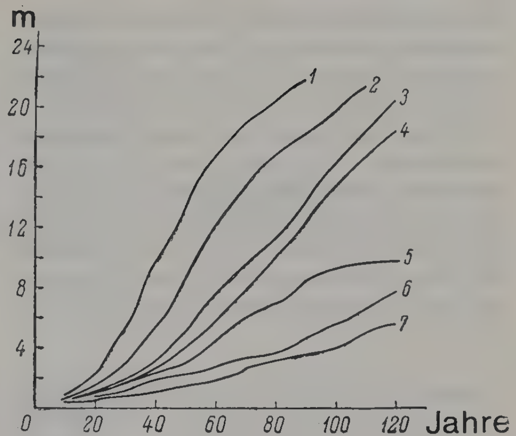


Abb. 8.3.12: Höhenwachstum der Fichte (m) in den verschiedenen Waldtypen (Mittel für Modellbäume, III. Bonität): 1 Piceetum oxalido-herbosum, 2 P. myrtillo-herbosum, 3 P. myrtillosum, 4 P. herboso-hylocomiosum, 5 P. herboso-uliginosum, 6 P. caricoso-sphagnosum und 7 P. sphagnosum; Abszisse = Alter der Bäume (nach Gavrilov und Karpov 1962).

Kiefern keimen auf der gesamten Brandfläche gleichzeitig, so daß die Wälder später aus zwar gleich alten, aber verschieden großen Bäumen bestehen in Abhängigkeit vom intraspezifischen Wettbewerb. Wenn sich die Brände wiederholen, ohne daß alle Kiefern absterben, dann gehören die Kiefern entsprechend mehreren Altersklassen an (Band 1, p. 78). Unter ihnen keimen die Fichten, so daß mit der Zeit wieder ein Fichtenwald entsteht. Da jedoch das Kiefernstadium 100–150 Jahre dauern kann, und ein nochmaliger Waldbrand in dieser Zeitspanne nicht ausgeschlossen ist, sind Pineten in der Taiga meist stark vertreten (Abb. 8.3.13).

In Nordschweden hält sich zunächst auf der Brandfläche die Birke 150 Jahre und dann die Kiefer etwa 500 Jahre. Weiter südlich in Osteuropa verläuft die Sukzession viel rascher. Durch die Asche, die stark alkalisch ist, wird nach einem Waldbrand auch die Reaktion der oberen Bodenschichten alkalischer und damit bei tonigen Böden für die Keimung der *Populus tremula* besonders geeignet – es entsteht zunächst ein Espendickicht, nach weiteren 3–5 Jahren ein Birkenbestand und nach weiteren 20–30 Jahren erscheint ein Fichtenunterwuchs, bei mehr sandigen Böden dagegen, wenn die Birkenbestände sich zu lichten beginnen, ein Kiefernjungwuchs.

Die Wiederherstellung der ursprünglichen Moos- und Flechtenschicht dauert etwa 15–20

Jahre oder mehr, da zunächst solche Moose wie *Marchantia polymorpha, Funaria hygrometrica, Ceratodon purpureus, Pohlia nutans, Polytrichum strictum, P. piliferum* u. a. auftreten.

Bei den Waldbränden ist zwischen den besonders häufigen *Streubränden* und den selteneren *Kronenbränden* zu unterscheiden; gegen erstere sind alte Kiefernbestände wegen ihrer dicken Borke resistent, dagegen wird ein aufkommender Fichtenjungwuchs und der Unterwuchs durch sie vernichtet, also die Kiefer sogar begünstigt, da sie sich stark aussät. Auf leichten Sandböden wird die Asche nach einem Brand gleich durch Regen ausgewaschen, eine Zunahme der Bodenalkalinität findet nicht statt und der Kiefernjungwuchs erscheint sofort auf der Brandfläche. Es ist deshalb verständlich, daß der Anteil der Kiefer in den nördlichen Taiga-Gebieten sehr hoch ist. Er betrug 1906 im Gebiet: Archangelsk 55%, Vologda 37% und Olonezk 51%. Da die Birken als Brennholz verwendet werden, können Birkenwälder infolge der

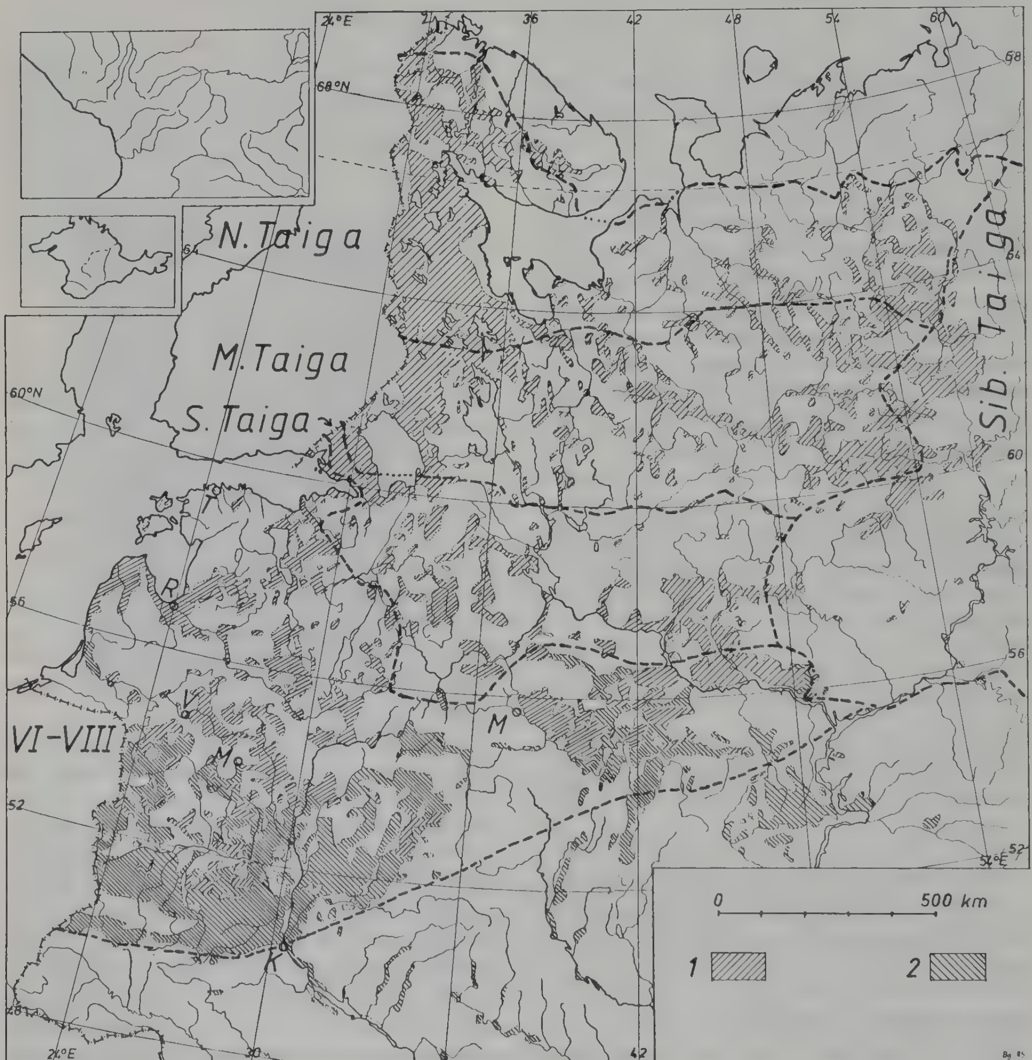


Abb. 8.3.13: Verbreitung der Kiefernwälder in Osteuropa (vereinfacht gezeichnet von A. Benzing nach einer detaillierten Karte aus Gribova et al., 1980). 1 Reine Kiefernwälder, 2 Kiefern-Laubholz-Mischwälder oder heute Ackerland. In den 3 Taigazonen nur reine Kiefernwälder auf Brandflächen oder als Pedobiome, über die übrigen vgl. p. 137.

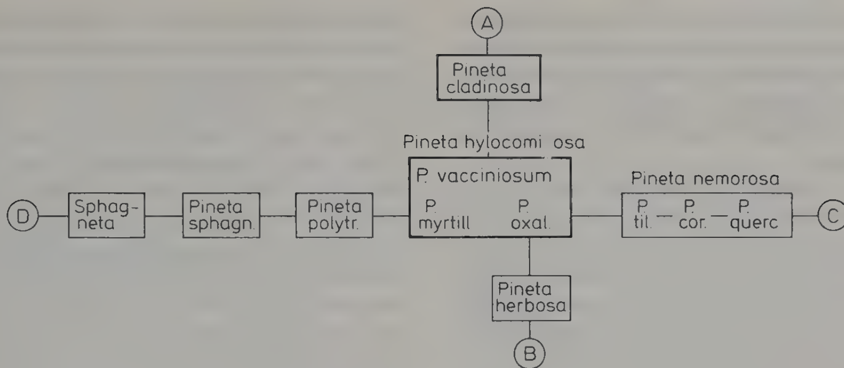


Abb. 8.3.14: Schema der verschiedenen Pineta-Gruppen mit den Reihen A–D, die denen der Piceeta entsprechen.

Begünstigung durch den Menschen auf schweren Böden dauernd erhalten bleiben. Sie sind deshalb ebenfalls unverhältnismäßig stark im Taiga-Gebiet verbreitet. Die vorherrschenden Arten des Unterwuchses unter Kiefern auf Brandflächen entsprechen weitgehend denen der ursprünglichen Fichtenwälder. Deshalb unterscheiden sich die sekundären Pineta-Typen (Schema auf Abb. 8.3.14) mit den Reihen A–D von denen der primären Fichtenwälder kaum. Allerdings sind die Lichtverhältnisse in den Kiefernwäldern günstiger, so daß sich die Zwergsträucher besser entwickeln und rascher fruchten. Auch die Pilzflora zeigt gewisse Unterschiede. Es ergeben sich somit graduelle Unterschiede. Auf Hochmooren gedeiht die anspruchslose Kiefer besser als die Fichte, deshalb sind die Pineta sphagnosa ebenfalls weiter verbreitet als die entsprechenden Piceeta sphagnosa.

Da die Kiefer ein Pfahlwurzelsystem besitzt, kann sie in der Reihe A besser auf trockenen, sandigen Böden wachsen, als die Fichte. Deshalb ist im lichten Pinetum vacciniosum der Unterwuchs mit *Vaccinium vitis-idaea* besonders stark ausgeprägt.

In noch höherem Maße gilt das für das Pinetum cladoniosum, das auf armen Sanden oder flachgründigen Granitböden als Dauergesellschaft (Pedobiom) weit verbreitet ist. Im Unterwuchs sind oft nur Flechten vertreten, weil die Kiefer alles Bodenwasser für sich verbraucht, so daß keine krautige Art wachsen kann (Abb. 8.3.15). Solche Pineta cladinosa kommen als azonale Vegetation auf Granitfelsen oder trockenen Sandböden in allen gemäßigten Zonen vor. Entsprechend ändern sich die Florenelemente, die neben den Flechten im Unterwuchs vertreten sind. In Karelien sind besonders typisch die Zwergsträucher *Calluna vulgaris*, dazu *Vaccinium vitis-idaea* und *Empetrum nigrum*. Im Gebiet um Moskau werden als besonders in Kiefernwäldern regelmäßig auftretend angegeben: *Chimaphila (Pyrola) umbellata*, *Lycopodium anceps* und *Pyrola chlorantha*, aber auch *Goodyera repens* und *Antennaria dioica*. Südlicher treten schon Waldsteppenelemente auf wie *Veronica spicata*, *Genista tinctoria* und *Cytisus ruthenicus* oder auf Sandfluren *Koeleria glauca*, *Jurinea cyanoides*, *Silene parviflora* oder auch *Dracocephalum ruyschiana* und *Vincetoxicum officinale*, so daß man vom Pinetum cladonioso-substepposum sprechen kann. Schließlich an der Grenze zur Steppenzone selbst kommen Arten wie *Euphorbia seguieriana*, *Helichrysum arenarium*, *Sempervivum ruthenicum*, *Linum perenne*, *Peucedanum oreoselinum*, *P. arenarium*, *Thymus odoratissimus*, *Linaria genistifolia*, *Veronica austriaca*, *Scabiosa ucrainica*, *Agropyron cristatum* und *Stipa pennata* hinzu, so



Abb. 8.3.15: Pinetum cladinosum bei Vuotso in Finnland (Foto E. WALTER).

daß es sich bereits um ein Pinetum cladonioso-stepposum, also um einen Steppenwald handelt. Diese Gesellschaften sind natürlich durch allmähliche Übergänge miteinander verbunden. Auch der Flechtenbestand erfährt gewisse Veränderungen.

Nach Waldbränden können in den Kiefernwäldern häufig einige Arten in Massen auftreten. Das sind z. B. in der Reihenfolge einer zunehmenden Feuchtigkeit der Standorte: *Pteridium aquilinum, Calamagrostis arundinacea* und *Molinia coerulea;* doch sind das vorübergehende Stadien einer Sukzession, die sich nicht im Gleichgewicht befindet.

Was die Pineta nemorosa anbelangt, so leiten sie über zu den Kiefernbeständen, die in der Nadel-Laub-Mischwaldzone im Westen vorkommen und als untere Baumschicht *Quercus robur,* sowie in der Krautschicht viele Laubwaldarten enthalten. Wir können sie im Schema (Abb. 8.3.14) nach rechts als Pineta quercetosa anschließen (vgl. Zono-Ökoton VI/VIII).

Als Abschluß sei für ein Piceetum myrtillo-oxalidosum im Gebiet von Arkhangelsk folgende Aufnahme der Krautschicht (Zahlen = Mengen) angeführt (aus WALTER 1943a):

3 *Oxalis acetosella*	1 *Dryopteris phegopteris*
2–3 *Vaccinium myrtillus*	+ *Atragene sibirica*
+ *Vaccinium vitis-idaea*	+ *Equisetum sylvaticum*
1 *Linnaea borealis*	+ *Deschampsia (Avenella) flexuosa*
+ *Listera cordata*	+ *Aconitum excelsum*
+ *Calypso borealis (bulbosa)*	+ *Fragaria vesca*
+ *Lycopodium annotinum*	+ *Geranium sylvaticum*
+ *Lycopodium clavatum*	+ *Angelica sylvestris*
+ *Majanthemum bifolium*	+ *Cirsium oleraceum*
1 *Trientalis europaea*	+ *Convallaria majalis*
+ *Moneses (Pyrola) uniflora*	+ *Luzula pilosa*
+ *Pyrola media*	+ *Melica nutans*
+ *Pyrola minor*	+ *Paris quadrifolia*
+ *Pyrola rotundifolia*	+ *Rubus saxatilis*
+ *Orthilia (Ramischia, Pyrola) secunda*	+ *Rubus idaeus*
+ *Veronica officinalis*	+ *Solidago virgaurea*
	+ *Orobus (Lathyrus) vernus*
	+ *Vicia sepium*
	+ *Dryopteris linnaeana*

Vegetation der Nördlichen Taigazone

Über diese berichtet HAVAS (1981) aus Finnland bei Oulu vom 66° N. Das Klima ist noch nicht kontinental, aber doch sehr ungünstig, die Fichten erreichen kaum eine Höhe von 15 m, die Stammbasis-Fläche ist nur $20\,m^2 \cdot ha^{-1}$ und der Holzzuwachs beträgt nur ⅕ von dem in Südfinnland. In den lichten Wäldern entwickelt sich die Zwergstrauch- und Moosschicht mit Flechten sehr üppig. Die produzierte organische Substanz wird nur langsam zersetzt, so daß sich eine 10–12 cm dicke Rohhumusschicht bildet, die die Wurzeln vom mineralischen Untergrund isoliert. Der Waldtypus gehört zu den Piceeta myrtillo-hylocomiosa. Die dominanten Bäume sind etwa 250 Jahre alt, doch erreicht die stehende Phytomasse nur $120\,t \cdot ha^{-1}$. Bemerkenswert ist, daß von der Baumphytomasse auf die Nadeln 6% entfallen, was ebensoviel ist, wie bei den Wäldern Südfinnlands. Doch ist die für die Photosynthese zur Verfügung stehende Jahreszeit viel kürzer als im Süden und die CO_2-Assimilationsfähigkeit der xeromorphen oder besser peinomorphen (N-Mangel) Nadeln geringer. Auch der starke Behang der Äste mit Flechten (etwa $0{,}8\,t \cdot ha^{-1}$) ist für die Photosynthese hinderlich.

Die Zwergsträucher überwintern unter Schnee. Auf sie entfällt etwa 40% der gesamten grünen Phytomasse. Es dominiert *Vaccinium myrtillus* mit nur sommergrünen Blättern, die etwa 60% der Produktion ausmachen.

Von dem gesamten jährlich gebildeten Dissimilations-CO_2 entfallen 30% auf das durch die vom Schnee bedeckte Vegetation und auf das durch die Humusschicht im Winter ausgeschiedene CO_2 und nur 20% auf die durch Pflanzenteile über dem Schnee. Die Atmungsverluste sollen insgesamt 80% der Brutto-Produktion erreichen, was bei den tiefen Temperaturen unwahrscheinlich hoch wäre.

Da *Vaccinium myrtillus* und die Moose (*Hylocomium splendens* und *Pleurozium schreberi*) unbedingt Schneeschutz im Winter benötigen, wachsen sie nicht auf den schneefreien Flächen unter den Bäumen. Diese werden von den winterhärteren *Vaccinium vitis-idaea* und *Empetrum hermaphroditum* eingenommen. In schneearmen Wintern sterben die oberirdischen Sprosse von *Vaccinium myrtillus* oft ab, sie werden jedoch von den Rhizomen ersetzt. Die unterirdische Phytomasse der Zwergsträucher ist viermal größer als die oberirdische.

Es wird die relative jährliche Produktion in % der jeweiligen gesamten Phytomasse angegeben: Für Fichte 2% (obgleich die Nadelmasse 6% beträgt), für Birke mit 5% (obgleich auf die Blätter nur 4% entfallen) für die Zwergsträucher 20% ihrer Phytomasse (grüne Teile bei *V. myrtillus* 10%, bei *V. vitis-idaea* etwa 25%), für Moose 5%. Die Blattorgane sind relativ stick-

Tab. 8.4: Temperatur- und Niederschlagsverteilung im Vologda-Gebiet

Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Jahr
Temperatur	−12,3°	−11,3°	−6,7°	+1,9°	8,9°	13,9°	16,7°	14,0°	8,2°	1,8°	−4,1°	−9,6°	1,8 °C
Niederschläge	28	20	30	30	49	67	65	56	75	58	42	30	550 mm

stoffarm; der N-Gehalt nimmt bei den immergrünen Blattorganen mit dem Alter ab.

Vegetation der Mittleren Taigazone

Als Beispiel greifen wir die Untersuchung von Gavrilov und Karpov (1962) im Gebiet um den See Beloje Osero (etwa in der Mitte zwischen dem Südende des Onega-Sees und dem Rybinsker Stausee) heraus. Entsprechende Verhältnisse sind für den größten Teil der Gebiete Arkhangelsk und Vologda typisch.

Das Klima ist durch folgende Monatsmittel der Temperatur und der Niederschläge gekennzeichnet (Tabelle 8.4).

Im kalten Winter (November–März) fallen insgesamt 150 mm (als Schnee). In der warmen Jahreszeit etwa 400 mm. Die Verdunstung einer freien Wasseroberfläche beträgt jährlich 260–300 mm. Das Klima ist humid (Abb. 8.3.16). Eine geschlossene Schneedecke liegt von Ende November bis Ende April. Die Böden sind kalt, was die Wurzeltätigkeit hemmt. Spätfröste schädigen namentlich den Fichtenjungwuchs sehr häufig, weil Fröste noch bis Anfang Juni vorkommen. Die Temperaturextreme sind −45 °C und +35 °C. In sommerlichen Trockenperioden fällt die Luftfeuchtigkeit bis auf 25–30%, wodurch die Gefahr von Waldbränden erhöht wird.

Das Relief in diesem Gebiet ist flach. Die Höhenunterschiede betragen 2–6 m, aber sie genügen, um schon sehr wechselnde Bodenverhältnisse zu verursachen, die auch die Vegetation beeinflussen, wie aus der Abb. 8.3.17 und 8.3.18 zu ersehen ist.

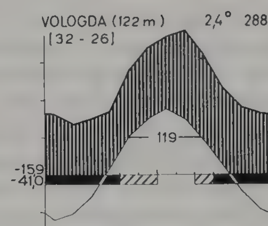


Abb. 8.3.16: Klimadiagramm von Vologda aus der Mittleren Taigazone.

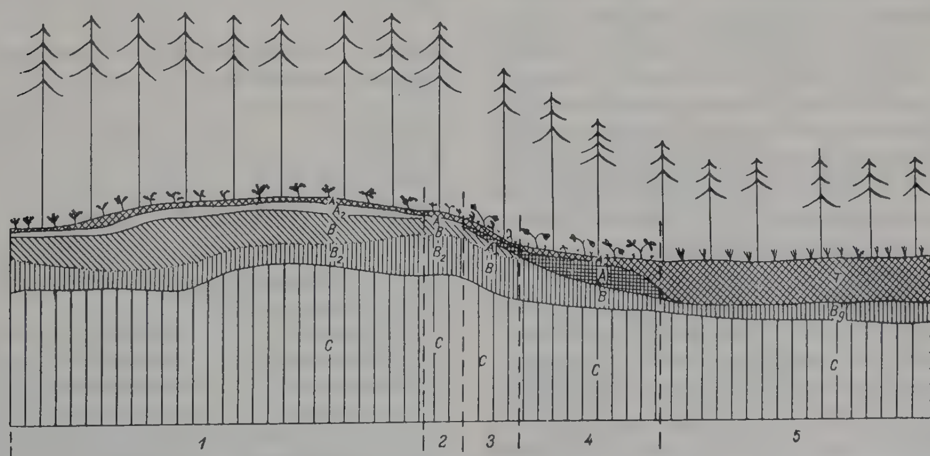


Abb. 8.3.17: Ökologisches Profil Nr. 1. Buchstaben geben die Bodenhorizonte an. 1 Piceetum myrtillosum auf flachgründigem sandigem Podzol, 2 P. oxalido-herbosum auf schwach podzoligem Lehm, 3 P. myrtillo-herbosum auf modrig-podzoligem Lehm, 4 P. hylocomio-herbosum auf torfigem Moder-Gleyboden, 5 P. herbo-uliginosum auf torfig vergleytem Lehm. Mutterboden: kalkhaltiger Geschiebelehm der Moräne. Maßstab 1:100 (nach Gavrilov und Karpov 1962, wie auch Abb. 8.3.18).

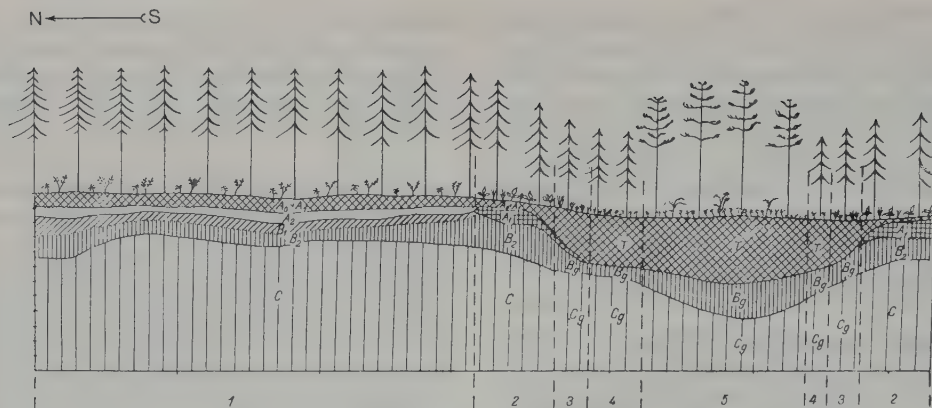


Abb. 8.3.18: Ökologisches Profil Nr. 2. Mutterboden und Bodenhorizonte wie bei Abb. 8.3.17. 1 Piceetum myrtillo-sphagnosum auf torfigem, stark podzoliertem vergleytem Lehm, 2 P. herbo-hylocomiosum auf torfigem dunklem modrig vergleytem Lehm, 3 P. herbo-uliginosum auf Niedermoor mit stark holzhaltigem Torf, 4 P. sphagnosum auf Übergangsmoor, 5 Pinetum cassandro-ledosum auf Hochmoor mit Seggen-Sphagnumtorf.

Am verbreitetsten sind typische Podzole, die bei Vernässung in Gley- oder Torfböden übergehen. Infolge des Kalkgehalts des Mutterbodens (Grundmoräne) kommen auch schwach saure, günstige Böden vor, was durch das Auftreten von nemoralen Arten, wie *Oxalis, Asarum* und *Aegopodium* u. a. angezeigt wird.

Die Fichtenwälder bedeckten ursprünglich 95% der Oberfläche. Durch Kahlschläge und Brände hat sich ihre Fläche in letzter Zeit verringert. Die Hauptgruppe bilden in diesem Gebiet die **Piceeta hylocomiosa** auf besser dränierten Reliefteilen mit typischen Podzolböden. Sie erreichen die Bonität III bis IV. Die Hauptassoziation ist das Piceetum myrtillosum (1), weniger verbreitet ist das Piceetum oxalido-herbosum (3), auf den besten, schwach podzolierten Böden (Moränen-Erhebungen), die in 100 cm Tiefe mit HCl aufbrausen und in 150 bis 170 cm Tiefe Stauwasser aufweisen. Den Übergang zwischen diesen Assoziationen bildet das Piceetum myrtillo-herbosum (2).

Die Baumschicht in allen drei Assoziationen besteht aus Fichten *(Picea abies)*. Der Kronenschluß bei der Hauptassoziation (1) beträgt etwa 60–70% (Abb. 8.3.19), die mittlere Stammhöhe 19,5 m (17–26 m), der Stammdurchmesser 18–20 cm (16–26 cm), der Holzvorrat in 110 Jahren alten Beständen ist 310–350 $m^3 \cdot ha^{-1}$ (selbst 120-jährige Stämme zeigen noch guten Holzzuwachs). Der Jungwuchs entwickelt sich in den Lücken, doch sterben 30–40jährige Bäume, die infolge von Lichtmangel und Wurzelkonkurrenz nur eine Höhe von 1,5 bis 2 m erreichen, meist frühzeitig ab.

In der Strauchschicht kommen *Rosa acicularis* und *Sorbus aucuparia* vor, auch *Daphne mezereum* und *Rubus idaeus,* während *Lonicera xylosteum* und *Ribes pubescens* nur in (3) vorkommen. Auch die Krautschicht weist quantitative und qualitative Unterschiede auf. So ist vor allem die Deckung der dominanten Arten verschieden, wie aus Tabelle 8.5 hervorgeht.

In allen 3 Assoziationen sind vertreten (bei 3 nur mit 1):

Tab. 8.5: Zusammensetzung der Krautschicht verschiedener Fichtenwaldtypen (s. Text)

Deckung in %	Ass. (1)	Ass. (2)	Ass. (3)
Vaccinium myrtillus	30	25	5
Vaccinium vitis-idaea	5	3	1
Oxalis acetosella	3	2	30

Alle anderen Arten kommen nur mit + vor und zwar:
In allen 3 Assoziationen:

Linnaea borealis	*Maianthemum bifolium*
Trientalis europaea	*Melampyrum sylvaticum*
Pyrola media	*P. rotundifolia*
Goodyera repens	*Luzula pilosa*
Lycopodium annotinum	*Equisetum sylvaticum*
Dryopteris spinulosum	*Gymnocarpium dryopteris*
Thelypteris phegopteris	

Nur in den Assoziationen (2) und (3) findet man:

Ajuga reptans	*Stellaria holostea*
Milium effusum	*Pulmonaria obscura*

Rubus saxatilis	*Galium boreale*
Aegopodium podagraria	*Fragaria vesca*
Melica nutans	*Actaea spicata*
Solidago virgaurea	*Viola selkinkii*

Nur in der Assoziation (3) findet man:

Asperula odorata	*Asarum europaeum*
Carex digitata	*Orobus vernus*
Paris quadrifolia	

Nur in der Assoziation (2):

Geum rivale	*Aconitum excelsum*

Die Deckung der Moosschicht ist:

(1)	(2)	(3)
65–70%	75–80%	10–15%

5 Hylocomium splendens, 2 Pleurozium schreberi, 1 Rhytidiadelphus triquetrus, + Mnium spec.

Außerdem kommen mit 1 oder + in der 1. und 2. Ass., aber nicht der 3. Ass vor:

Dicranum scoparium, D. rugosum, Polytrichum commune, P. strictum, Ptilium crista-castrensis, Sphagnum girgensohnii.

Eine zweite Gruppe der Fichtenwälder sind die **Piceeta herbosa.** Sie finden sich in den quelligen Senken und längs der Bäche und Flüßchen, wo der Boden gut mit kalkhaltigem Wasser durchfeuchtet wird. Die modrige Humusschicht hat einen pH-Wert von 5–6,5, während er tiefer 7,0 oder etwas mehr beträgt. Das Bodenwasser ist reich an Sauerstoff, so daß es nur in den tieferen Bodenschichten zur Gleybildung kommt; doch ist infolge der starken Vernässung über einer wasserundurchlässigen Lehmschicht die Bonität nur IV!

Unterschieden werden 4 Assoziationen:

1. das *Piceetum herbo-hylocomiosum* auf torfigen Moder-Gleyböden in nassen Senken,
2. das sumpfige *Piceetum herbo-uliginosum* mit stark zersetztem torfigem Boden am Fuß von flachen quelligen Hängen,
3. das *Piceetum filipendulosum* an langsam fließenden kleinen Wasserläufen mit torfigschlammigen vergleyten Böden.
4. das hochstaudenreiche *Piceetum magno-herbosum* an rascher fließenden Bächen und Flüßchen auf schwarzen Moderböden mit eingelagerten Schlamm- oder Sandschichten.

Der Aufbau und die Zusammensetzung dieser Wälder sind folgende:

Die Biotope zeichnen sich durch ein Mikrorelief aus, wobei die etwas tieferen Stellen so naß sind, daß sie von den Baumwurzeln gemieden werden; die nässevertragenden Kräuter sind somit nicht der Baumwurzelkonkurrenz ausgesetzt und können sich üppig entwickeln. Man findet in allen diesen Assoziationen viele anspruchsvolle Arten der Laubwälder und unter den Moosen hauptsächlich *Rhytidiadelphus triquetrus* und *Mnium*-Arten.

Baumschicht: Kronenschluß 70–80%.

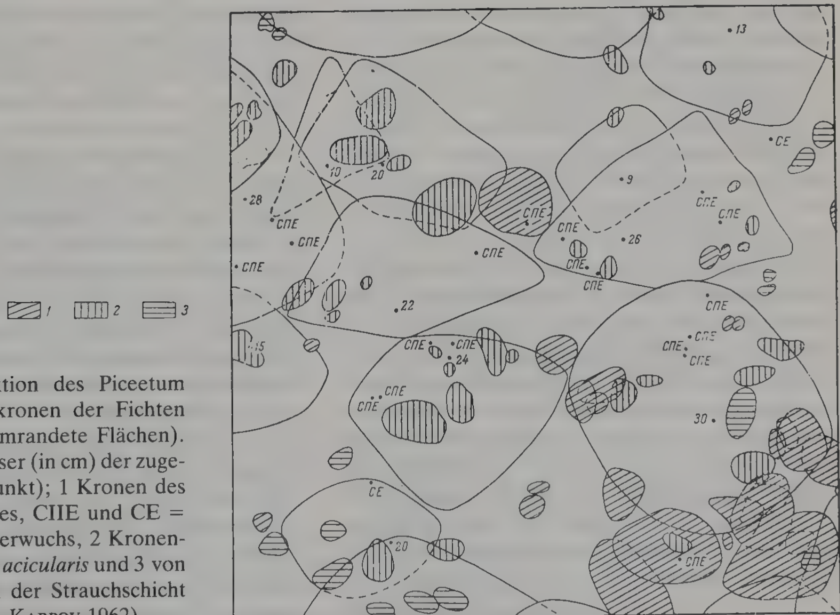


Abb. 8.3.19: Projektion des Piceetum myrtillosum: Baumkronen der Fichten (nicht gestrichelte umrandete Flächen). Zahlen = Durchmesser (in cm) der zugehörigen Stämme (Punkt); 1 Kronen des Fichten-Unterwuchses, CIIE und CE = tote Fichten im Unterwuchs, 2 Kronenprojektion von *Rosa acicularis* und 3 von *Sorbus aucuparia* in der Strauchschicht (nach Gavrilov und Karpov 1962).

Sie besteht wiederum aus *Picea abies* mit etwas *Betula pubescens* und selten *Populus tremula* sowie *Salix caprea.* Die Stammhöhe beträgt im Mittel 19 m, bei großer Nässe nur 13–15 m (Bonität V), der Holzvorrat ist bis 350 $m^3 \cdot ha^{-1}$ oder nur um 200 m^3. Den größten Holzzuwachs haben die Bäume im Alter von 60–80 Jahren. Auf Kahlschlägen wächst neben der Birke viel Grauerle *(Alnus incana).* Der Jungwuchs ist bei starker Entwicklung der Strauch- und Krautschicht schwach ausgebildet.

Strauchschicht: Deckung 30–45%.

Außer den bei den Piceeta hylocomiosa genannten Arten kommen vor:
1 *Alnus incana* und bei Assoz. 2–4 dazu noch: 2 *Padus racemosa (= Prunus padus),* 1–2 *Frangula alnus (= Rhamnus frangula),* + *Ribes nigrum,* + *Salix nigricans,* + *S. aurita,* + *Tilia cordata.*

Krautschicht: Deckung 60–70%.

Das Piceetum herbo-hylocomiosum entspricht floristisch weitgehend dem P. oxalido-herbosum, nur ist die Deckung von *Oxalis* halb so groß, dagegen die vom *Hylocomium* viele Male größer; auch treten Nässezeiger auf wie *Geum rivale, Ranunculus acer, Cirsium heterophyllum, Crepis paludosa;* bei der 2.–4. Ass. außerdem noch + *Galium uliginosum,* + *Viola palustris,* 1–4 *Filipendula ulmaria,* +– 1 *Cirsium oleraceum,* 1–3 *Athyrium filix-femina, Aconitum excelsum.* Letzteres sowie die anderen Hochstauden sind in der 4. Ass. stark entwickelt. *Athyrium* insbesondere in der 2. und *Filipendula* sehr stark in der 3. (bis 40% deckend).

Moosschicht: Deckung 25–65%.

3 *Rhytidiadelphus triquetrus,* 1–2 *Hylocomium splendens,* +– 1 *Pleurozium schreberi,* + *Dicranum scoparium,* + *D. rugosum,* + *Ptilium crista-castrensis,* + *Polytrichum commune,* bei der 2. Ass. auch 2 *Mnium cuspidatum,* 2 *Rhodobryum roseum.*

Im Gegensatz zu diesen Fichtenwäldern auf mineralreichen vernäßten Böden stehen die **Piceeta sphagnosa** auf wenig zersetzten bis zu 80 cm dicken Torfablagerungen. Letztere sind aschenarm (pH = 5–6). Die Baumwurzeln breiten sich an der Oberfläche aus, der Kronenschluß ist nur 40–50%; die Höhe der Bäume erreicht kaum 11,5 m, der Stammdurchmesser 14 cm bei einem Alter von 180–200 Jahren. Die Bonität ist V–VI, der Holzvorrat nur 80–90 $m^3 \cdot ha^{-1}$. In der Krautschicht dominiert noch *Vaccinium myrtillus,* aber es treten schon Hochmoorarten auf wie *Rubus chamaemorus, Eriophorum vaginatum, Carex limosa,* während in der Moosschicht *Sphagnum girgensohnii* mit vereinzelten anderen *Sphagnum*-Arten 50–70% Deckung erreicht.

Da diese Moorfichtenwälder flächenmäßig eine geringe Rolle spielen, verzichten wir auf die Anführung der Pflanzenlisten für die verschiedenen Assoziationen und gehen gleich zu den typischen Waldhochmooren über – den **Pineta sphagnosa** mit der wichtigsten Assoziation – dem Pinetum cassandro-ledosum.

In den ebenen Senken zwischen den Moränenzügen kommt es bei schlechter Dränage zur Torfbildung (Mächtigkeit 0,6–3 m). Die Nährstoffarmut dieser Böden ist so groß, daß die Fichte durch die Kiefer *(Pinus sylvestris)* ersetzt wird. Auch sie wurzelt ganz oberflächlich. Der Aschengehalt der durchwurzelten obersten Torfschicht ist 2,7% (pH = 2,9), die Vernässung schwankt stark. Durch das Höherwachsen der Torfmoose muß die Kiefer immer neue Wurzeln in einer höheren Moosschicht bilden. Die Entwicklung des Baumwuchses aus diesem Grunde ist sehr gehemmt.

100 Jahre alte Bäume sind wenig über 9 m hoch bei einem Stammdurchmesser von etwas über 11 cm und einem Holzvorrat von 100–120 $m^3 \cdot ha^{-1}$. Die Strauchschicht fehlt ganz, aber die Zwergsträucher decken 40–60%: 3 *Chamaedaphne (= Lyonia = Cassandra) calyculata,* 2 *Ledum palustre,* 1 *Andromeda polifolia,* 1 *Vaccinium uliginosum,* + *V. myrtillus,* + *V. vitis-idaea,* 2 *Oxycoccus quadripetalus,* 1 *Eriophorum vaginatum,* + *Carex limosa,* + *C. loliacea,* 1 *Rubus chamaemorus,* + *R. arcticus,* + *Drosera rotundifolia,* + *Maianthemum bifolium,* + *Trientalis europaea.*

In der Moosschicht decken allein die *Sphagnum*-Arten 85%: *Sphagnum magellanicum, S. squarrosum,* dazu *S. warnstorfii, S. wulfianum, S. russowii;* auf Bulten: 2 *Hylocomium splendens,* 2 *Pleurozium schreberi.*

Stark unterdrückter Kiefernjungwuchs ist verbreitet (im Mittel eine Jungpflanze pro m^2); der Jahreshöhenzuwachs beträgt kaum 2 cm. Er leidet auch stark unter der Wurzelkonkurrenz der älteren Bäume.

Die Abhängigkeit der einzelnen Pflanzengesellschaften vom Relief und den Böden verdeutlichen die Abb. 8.3.17 und 8.3.18.

Die Wälder im westlichen Moskau-Gebiet wurden schon stark durch den Menschen verändert und bestehen aus sehr zahlreichen anthropogenen Waldgesellschaften (Rysin 1982).

Wälder der nördlichen Taiga-Zone östlich von Arkhangelsk:
Es handelt sich um ein ganz eigenartiges und sehr interessantes, verkarstetes Gebiet aus anstehendem Kalkgestein mit Gipsschichten, durch deren Auflösung es zur Dolinenbildung kommt. Wir verweisen auf die Beschreibung bei WALTER (1974, S. 65–71) und erwähnen nur, daß auf diesen alkalischen Böden die Fichte *(Picea abies)* durch die Lärche (*Larix sukaczewii,* aff. *L. sibirica*) ersetzt wird. Die Flora ist reich an arkto-tertiären Glazialrelikten (*Dryas octopetala, D. punctata, Arctous alpina, Salix reticulata* u. a.), aber auch an Relikten der periglazialen Steppen (*Astragalus frigidus, Hedysarum alpinum, Pulsatilla patens, Anemone sylvestris, Gypsophila uralensis, Thalictrum minus* und sogar *Paeonia anomala,* die man hier weit im Norden nicht anzutreffen erwartet.

Die genaue Verbreitung der Taiga in Ost-Europa, und ihre Gliederung in die 3 Zonen der Nördlichen, Mittleren und Südlichen Taiga geht aus der sehr detaillierten farbigen Karte (1 : 7 500 00) hervor, die der «Rastitelnost»-Monographie (Vegetation des Europäischen Teiles der USSR, Hg. GRIBOVA et al. 1980) beigefügt wurde. Aus ihr gehen 1) die noch vorhandenen Waldflächen, 2) die in sekundäre Birkenwälder umgewandelten und 3) die landwirtschaftlich genutzten Flächen hervor. Wir haben den ungefähren Verlauf der Grenzen zwischen den 3 Subzonobiomen auf der Abb. 8.3.13 angegeben. Alle weißen Flächen zwischen den schraffierten der Kiefernwälder sind, bzw. waren Fichtenwälder oder zu einem erheblichen Teil oligotrophe Hochmoore (Abb. 8.9.5).

Vegetation der Südlichen Taigazone
Sehr genau wurde im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms (IBP) im Zentralen Waldreservat der Wasserscheide zwischen Vologda und der Düna (westl. Dvina) vor allem auch die südlichste Assoziation – das *Piceetum tiliosum* (bereits mit Laubwaldarten) untersucht (KARPOV 1973). Das Gebiet liegt westlich von Rshew zwischen 56°26′ und 39′ N sowie 32°39′ und 31°01′ E in 300 m NN auf etwa 10 m mächtigen Moränenablagerungen. Es handelt sich um Fichtenwälder, die in Abhängigkeit von der Geomorphologie verschieden ausgebildet sind: Auf den ebenen Flächen findet man das *Piceetum myrtillo-oxalidosum,* das in leichten vernäßten Senken in das *Piceetum sphagno-myrtillosum* übergeht (beide vom Typus der Wälder in der südlichen Taiga-Zone); auf besser dränierten und nährstoffreicheren Biotopen sind dagegen die Fichtenwälder stark mit Laubholz durchsetzt und im Unterwuchs herrschen nemorale Arten vor, so daß es sich um ein *Piceetum tiliosum* handelt. Da diese Fichten-Laub-Mischwälder weitgehend ursprünglich sind, sollen sie genauer besprochen werden. In ihnen ist noch der Bär häufig und der Elch heimisch.

Dieses **Piceetum tiliosum** hat zwei Baumschichten:

Obere Baumschicht: *Picea abies* mit beigemischter *Populus tremula.* Kronenschluß sehr stark wechselnd, weil große Windwurffenster vorhanden sind. Die Höhe der Fichte ist im Mittel 26,5 m (∅ 28 cm); Bestand verschieden alt (140–160 Jahre), Holzvorrat 520 m^3/ha, Bonität I a.

Untere Baumschicht (Kronenschluß 20–30%), Höhe 16–17 m: *Tilia cordata, Acer platanoides, Ulmus laevis (= effusa),* sehr unregelmäßig; es sind jedoch viele Stockausschläge von Linde und Ahorn vorhanden, die jedoch, wenn sie 3,5–4 m Höhe erreichen, entweder absterben oder eine niederliegende Form annehmen und dann zur Strauchschicht gehören.

Strauchschicht (Deckung 30–80%), besonders dicht in Windwurffenstern: *Corylus avellana, Lonicera xylosteum, Viburnum opulus, Daphne mezereum, Rubus idaeus.*

Die Mosaikstruktur dieser Mischwälder ist allgemein für urwaldnahe Bestände bezeichnend und wird in diesem Falle durch die Windanfälligkeit der Fichte außerhalb der Taigazone bedingt; sie kommt auch in den Mosaikkomplexen des Unterwuchses zum Ausdruck, die aus mehreren Synusien bestehen (vgl. Bd. 1, p. 131–135).

Man kann folgende Gemeinschaften unterscheiden:

a) Die wichtigste Gemeinschaft der nemoralen Arten: 2 *Pulmonaria obscura,* 2 *Asperula odorata,* 1 *Galeobdolon luteum,* 1 *Stellaria holostea,* sowie der mehr boreale Sauerklee (1 *Oxalis acetosella*) u. a. mit +. Die Deckung ist 55–60%, die Höhe 5–15 cm. Moose kommen nur auf toten Baumstämmen und an der Stammbasis vor: *Brachythecium curtum, B. velutinum, Plagiothecium curvifolium.*

b) Farn-Sauerklee-Gemeinschaft mit 3 Krautschichten:

Obere (Deckung 40%, Höhe 50–70 cm): 3 *Dryopteris austriaca,* + *D. lanceolato-cristata,* + *D. filix-mas,* + *Athyrium filix-femina.*

Mittlere (Deckung 10–20%): 2 *Gymnocarpium dryopteris,* + *Thelypteris phegopteris,* + *Equisetum sylvaticum,* + *Rubus saxatilis* (zuweilen *Stellaria* und *Asperula*).

Untere (Deckung 25–30%, Höhe 10 cm): 2 *Oxalis acetosella,* + *Majanthemum bifolium* (wenig *Trientalis europaea* und *Linnaea borealis*).

Die Moose am Boden decken 25–30%: *Brachythecium curtum, Mnium cuspidatum, Pleurozium schreberi.*

c) Eine weitere Gemeinschaft auf stark zersetztem Holz, bestehend aus lockeren *Oxalis*-Gruppen mit einem Hypnaceen-Teppich und borealen Arten (*Vaccinien* u. a.).

d) Dazu kommen die Gemeinschaften der Windwurffenster mit 80–120 cm hohem *Rubus idaeus, Chamaenerium angustifolium* und hohen Farnen; darunter niedrige Farne und am Boden *Oxalis* mit *Maianthemum* und *Linnaea.* Die Gesamtdeckung erreicht 80%, die Moosschicht mit *Pleurozium* ist gut ausgebildet (60%); in nassen Senken treten *Sphagnum girgensohnii* und *S. magellanicum* auf.

Das phänologische Spektrum auf Abb. 8.3.20 ist zugleich eine Bestandsaufnahme.

Die Aspekte der Vegetation sind folgende:

Mitte April verschwindet der letzte Schnee und der Waldboden wird durch die vielen jungen Triebe grün. Der Erstfrühlingsaspekt ist durch die Blüten von *Hepatica, Anemone, Chrysosplenium, Pulmonaria, Luzula pilosa, Carex digitata* und *Asarum* gekennzeichnet. Mitte Mai ergrünen die Laubbäume und Sträucher; *Anemone nemorosa,* die einen weißen Teppich bildete, wird durch blühende *Oxalis, Orobus, Mer-*

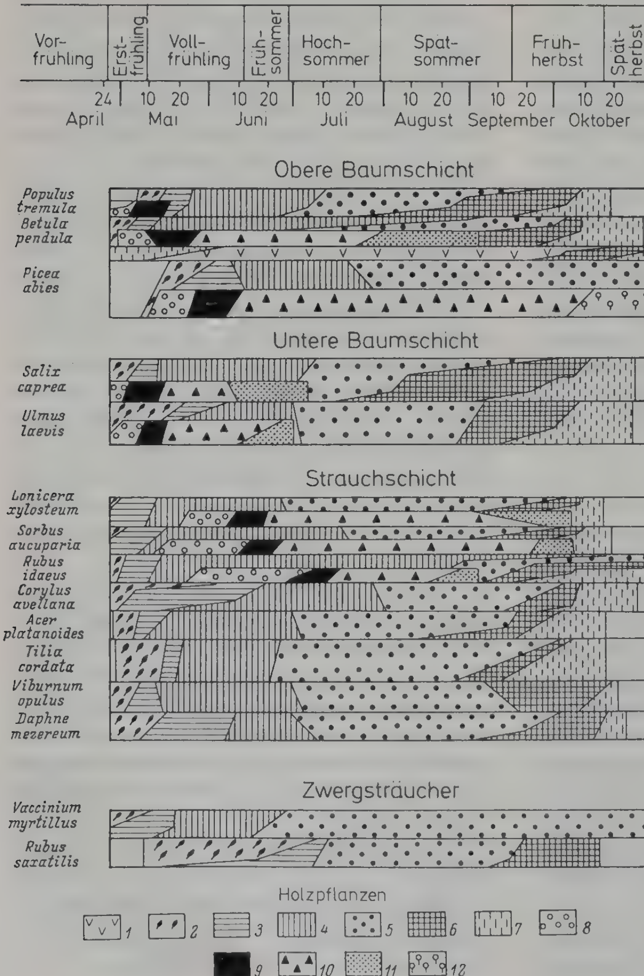


Abb. 8.3.20a–c: Phänologisches Spektrum des Mischwaldes Piceetum tiliosum im Zentralen Waldnaturschutzgebiet (um 56° N und 32° E, Gebiet Kalinin). Aus KARPOV (1973).

Abb. 8.3.20a: Phänologie der Holzpflanzen (jeweils oben – vegetative Zweige, unten solche mit Blüten): 1 aktive Phase der *Picea*-Nadeln, 2 Knospenschwellung, 3 Öffnen der Knospen, 4 Wachstum der Blattorgane, 5 letztere ausgewachsen, 6 Vergilbung, 7 Entlaubung bzw. teilweiser Nadelabwurf, 8 Schwellung der Blütenknospen, 9 Blüte oder Anthese, 10 Fruchten, 11 Aussamung, 12 Zapfenreihe.

curialis sowie *Ranunculus cassubicus* ersetzt und die Farne beginnen sich zu entwickeln. Darauf folgt die Blüte von *Stellaria holostea, S. nemorum, Trientalis* und *Galeobdolon.* Mitte Juni tritt ein zweites Blütenmaximum ein mit *Actaea, Asperula, Polygonatum.* Im Sommer ist die Zahl der blühenden Arten gering *(Linnaea, Maianthemum, Orchis, Aconitum, Circaea).* Erst im Herbst folgt *Solidago,* im Oktober beginnt der Laubfall.

Das Bodenprofil weist eine leichte Podzolierung auf:

0– 5 cm A_0. Dunkelbraune feuchte Streuschicht; 0–2 cm von Bodeninsekten stark zerfressene und zersetzte Blätter mit Bakterien- und Pilzschleim bedeckt; 2–4 cm nur noch aus Fichtennadeln und kleinen Zweigen bestehend. Pilzhyphen an der Kontaktzone zur nächsten Schicht angereichert; 4–5 cm dunkler erdiger Humus, stark durchwurzelt.

5–20 cm A_1. Lehmiger, stellenweise humoser, strukturierter Boden mit vielen Wurzeln.

20–37 cm A_2. Ähnlich aber teilweise gebleicht mit Eisenoxid-Konkretionen; Wurzelgänge braun gefleckt.

37–50 cm B. Bunter Anlehm mit graugelber oder rosagrauen Teilen des Muttergesteins, runden braunen Eisenoxid-Konkretionen und schwarzem Humus in Wurzelgängen. Gleybildung im unteren Teil.

50–90 cm BC Rotbraun, sandig mit Geschiebe.

Unter 90 cm C. Sandige Moräne mit Geschiebe.

Die pH-Werte sind: In den A-Horizonten um 4,5, im B-Horizont um 5,5 und im C über 7,5 oder tiefer um 8.

Klimatisch handelt es sich um ein humides Waldgebiet, doch zeigte das Klimatogramm für das Jahr 1951 eine sehr ausgesprochene Dürrezeit von 2 Monaten an und zwar von Anfang Juli bis Anfang September, also während der heißesten Jahreszeit. In solchen Jahren ist die Gefahr

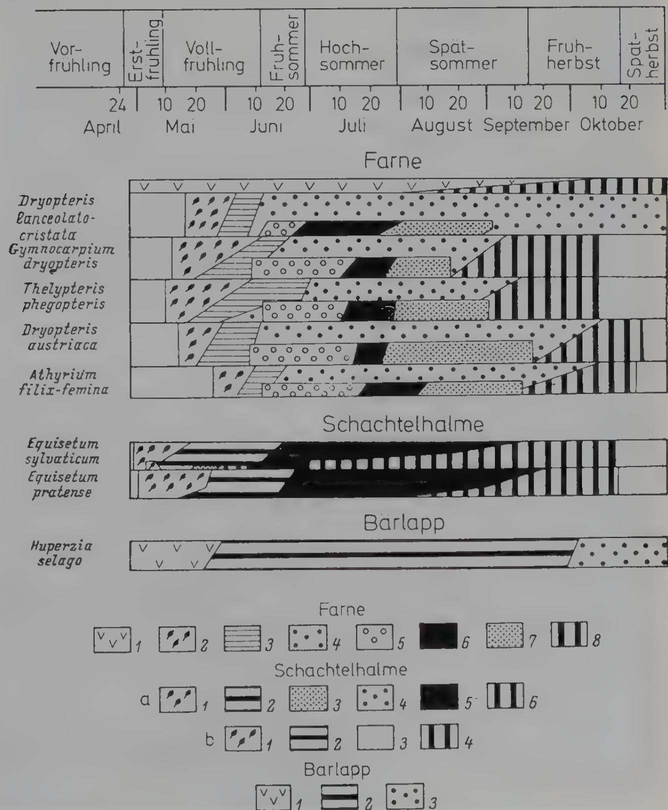


Abb. 8.3.20b: Phänologie der Pteridophyten (junge, vegetative, mit Sporophyllen): 1 Wachstumsbeginn, 2 Erscheinen der Blätter, 3 Aufrollen der Blätter, 4 Blätter ausgewachsen, 5 Erscheinen der Sori, 6 Sporenreife, 7 Sporenausstreuung, 8 Absterben. II Schachtelhalme, a = Fertile Sprosse: 1 Erscheinen dieser Sprosse, 2 Wachstum bis Sporenreife, 3 Ausstreuen der Sporen, 4 Absterben der Sporophyllstände, 5 Pflanze ausgewachsen, 6 Absterben der fertilen Sprosse; b = Sterile Sprosse: 1 Erscheinen der Sprosse, 2 Sproßwachstum, 3 Sprosse ausgewachsen, 4 Absterben. III Bärlappe: 1 Beginnendes Wachstum, 2 Wachstum der Sprosse, 3 Sporenbildung. (*Huperzia* = *Lycopodium* p.p.).

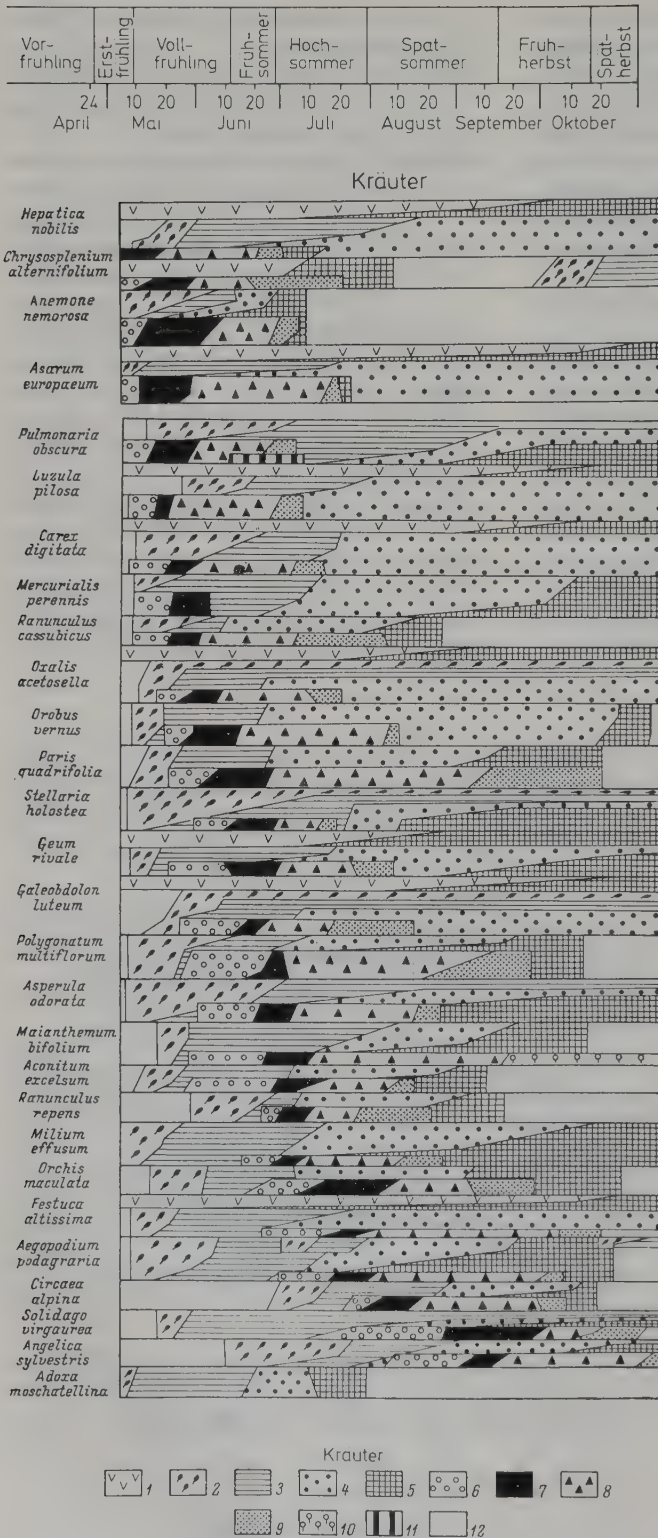


Abb. 8.3.20c: Phänologie der perennen Kräuter (junge Pflanzen, vegetative, blühende): 1 Wachstumsbeginn, 2 Austreiben, 3 Blattbildung, 4 Blätter ausgewachsen, 5 Absterben, 6 Blütenknospenbildung, 7 Blüte, 8 Fruchten, 9 Aussamung, 10 Fruchtreife ohne Aussamung, 11 Absterben der Blütensprosse, 12 Zeit der Ruhe.

von Waldbränden in Nadelholzbeständen sehr groß. Auf Brandflächen aufgewachsene Bestände sind im Gebiet bekannt.

Erwähnt seien die Bestimmungen des Blattflächenindex von Fichtenwäldern (folgende Zahlen $m \cdot m^{-1}$):

	Baum-schicht	Gesamt-bestand
Piceetum myrtilloso-oxalidosum	8,8	9,7
Piceetum sphagnoso-myrtillosum	7,7	8,9
Piceetum caricoso-sphagnosum	2,2	4,3

Im Rahmen der Ökosystemforschung kommen wir auf dieses Gebiet nochmals sehr ausführlich zurück, denn hier wurden zum ersten Mal die Wettbewerbsverhältnisse zwischen den einzelnen Vegetationsschichten sehr eingehend im Laufe von 15 Jahren untersucht (vgl. p. 405–446).

Übergangsgebiet von der europäischen zur sibirischen Taiga

Wie man auf der Abb. 8.3.13 erkennt, gehört die Nordostecke des europäischen Teiles der Taiga nicht mehr zu der Fichten-Taiga, sondern zu der Dunklen Taiga Sibiriens mit einer Baumschicht, die sich aus 4 Nadelholzarten zusammensetzt. Für dieses Gebiet zwischen dem Oberlauf der Pechora mit dem Nebenfluß Ylych und dem westlichen Ural liegt eine sehr ausführliche Bearbeitung von KORCHAGIN (1940) vor. Es handelt sich um ein riesiges (1 Million ha) Naturschutzgebiet zwischen 62° und 63° N sowie 56°40′ und 59°30′ E. In dieser nach Europa hereingreifenden sibirischen Dunklen Taiga in der neben *Picea obovata* und *Pinus sylvestris* auch die sibirischen Nadelhölzer *Abies sibirica* und *Pinus sibirica* vorkommen, spielen die Wettbewerbsverhältnisse für die Verbreitung der verschiedenen waldbildenden Baumarten eine sehr große Rolle. Es zeigt sich, daß *Abies sibirica* der *Picea obovata* gegenüber auf gut dränierten, mäßig feuchten und nährstoffreicheren Böden überlegen ist. Sie verträgt mehr Schatten, namentlich im jugendlichen Stadium und ist frostresistenter, so daß sie im Gebirge bis



Abb. 8.3.21–8.3.23: Aufnahmen von unberührten Gebieten Westsibiriens vom Luftschiff «Graf Zeppelin» beim Flug um die Erde im August 1929 (aus WALTER 1943).

Abb. 8.3.21: Zonale Dunkle Taiga bedeckt die ganze Fläche, nur einige Hochmoore wölben sich uhrglasförmig empor und sind von einem vernäßten Lagg (Randfläche) umgeben.



Abb. 8.3.22: Ein natürlich maändernder Flußlauf mit seinen Altwässern belebt die eintönige Taiga-Waldlandschaft.



Abb. 8.3.23: Riesige Flächen Westsibiriens sind vermoort (vgl. p. 474–p. 484). In diesem Gebiet wird die Taiga durch Moore und Moorseen verdrängt.

zur Baumgrenze hinaufsteigt und daselbst niedrige Gebüsche bildet *(Abies sibirica* f. *alpina*). Sie meidet jedoch sandige und sumpfige Böden, während sie im Auenwald fast in Reinbeständen vorkommt. Nach Waldbränden folgt auf das Birkenstadium zunächst stets die Fichte, während *Abies* sich viel später einstellt. Da Waldbrände sehr häufig waren und die Tanne durch Feuer völlig vernichtet wird, würde sie ohne diese Einwirkung (meist durch den Menschen verursacht) heute wahrscheinlich eine größere Fläche bedecken.

Anders verhält sich *Pinus sibirica,* die der Arve in den Zentralalpen *(Pinus cembra)* sehr nahe steht. Diese Art ist gegen Waldbrände sehr empfindlich, kommt sonst aber auf allen Böden, auch auf Sandböden und bei Vermoorung vor. Sie verträgt auch eine längere Überschwemmung durch Frühjahrshochwässer, so daß man in Westsibirien entlang der Flüsse oft fast reine Bestände findet, solche insbesondere auch im Gebirge an steilen felsigen Abhängen, wobei diese frostresistente Art, wie die Arve in den Alpen, oft die Baumgrenze erreicht. Sonst tritt die Sibirische Arve mehr vereinzelt in Fichten-Tannen-Beständen auf, was auf die besondere Art der Verbreitung zurückzuführen ist. Die großen schweren Samen dieser Art werden durch den Arvenhäher *(Nucifraga caryocatactes)* in Haufen unter Moos versteckt, wobei später nicht der ganze Vorrat verbraucht wird, sondern einzelne vergessene Samen auskeimen. Doch entwickeln sich die Keimpflanzen zu hohen Bäumen nur an Standorten, die für die anderen Nadelholz-Arten ungünstig sind, z. B. auf Sandböden oder bei beginnender Vermoorung (erste Stadien der *sphagnosa*-Gruppe). Bei stärkerer Vermoorung wird *Pinus sibirica* durch *P. sylvestris* verdrängt. Ganz im Norden sagt das Klima der Sibirischen Arve nicht zu, wie überhaupt die Wettbewerbsverhältnisse der Baumarten untereinander stets vom Klima abhängen, so daß alle entsprechenden Aussagen nicht für das gesamte Verbreitungsgebiet gelten.

Das Gebiet steigt von 100 m NN im Westen bis 850 (1000) m im Osten auf dem Uralkamm an. Ein kleiner Teil ragt über die Waldgrenze hinaus.

25% der Fläche entfällt auf Gebüsche, Wiesen und Moore, die übrigen 75% auf die Wälder. Von diesen sind ¾ Nadelwälder und ¼ Birkenwälder. Vorherrschend ist im Schutzgebiet die Dunkle Taiga mit *Picea obovata, Abies sibirica* und *Pinus sibirica.* Sie bildet die zonale Vegetation auf den Eu-Klimatopen. Die ökologischen Ansprüche von *Picea* und *Abies* sind in diesem Gebiet so ähnlich, daß sie meist Mischbestände bilden, wobei der Anteil der Fichte *(Picea)* meist überwiegt. Tannenwälder *(Abies sibirica)* findet man hauptsächlich auf: 1) gut dränierten lehmigen Aueböden, 2) auf Rendzinaböden und 3) an den Westhängen des Urals auf flachgründigen Böden. In dem sehr humiden Klima wird bei großer Bodenfeuchtigkeit die Fichte begünstigt, selbst wenn es nicht zur Torfbildung kommt. Die Hypnaceen-Moosschicht ist an solchen Standorten extrem üppig entwickelt und erreicht eine Mächtigkeit von 10–30 (40) cm, so daß sich die Tanne nicht ansamen kann. Sie vermehrt sich in diesem Falle vegetativ durch Bewurzelung der niederliegenden Äste; diese behalten ihren plagiotropen Wuchs bei, erreichen ein Alter von 40–50 Jahren und bilden 3–5 m lange Ausläufer. Nur wenn die Adventivwurzeln den mineralischen Boden erreichen, bildet sich ein normaler aufrechter Jungwuchs.

Über die Zusammensetzung dieser zonalen Wälder auf Podzolboden (A_2 = 8 cm) gibt folgende mittlere Bestandsaufnahme Auskunft:

Piceetum hylocomiosa-myrtillosum

Obere Baumschicht: Kronenschluß 70%, Höhe 20 m, ∅ 25 cm, Alter 145–180 Jahre, Bonität IV (*Abies* V);
5 *Picea obovata,* 1 *Abies sibirica,* + *Pinus sibirica,* + *Betula pubescens.*

Untere Baumschicht: Deckung 60%, Höhe 15 m, ∅ 15 cm;
3 *Picea obovata,* 4 *Abies sibirica,* r *Pinus sibirica.*

Jungwuchs: Deckung 50%, Höhe 2 m;
1 *Picea obovata,* 2 *Abies sibirica,* 1 *Pinus sibirica.*

Strauchschicht: Fast fehlend.

Krautschicht: Deckung 50%;
4 *Vaccinium myrtillus,* 1 *V. vitis-idaea,* + *Dryopteris linnaeana,* 3 *Linnaea borealis,* + *Maianthemum bifolium,* 1 *Melampyrum pratense,* + *Trientalis europaea,* 1 *Ramischia secunda,* + *Deschampsia flexuosa,* 1 *Equisetum sylvaticum,* + *Carex globularis,* dazu mit Stetigkeit unter 33%: *Dryopteris spinulosa, Oxalis acetosella, Lycopodium annotinum, L. complanatum, Goodyera repens, Rubus saxatilis, Solidago virgaurea, Cirsium heterophyllum, Anemone narcissiflora, Luzula pilosa, Angelica sylvestris, Chamaenerium augustifolium.*

Bodenschicht: Deckung 100%;

2 *Pleurozium schreberi,* 4 *Hylocomium splendens,* 2 *Ptilium crista-castrensis,* 2 *Polytrichum commune;* mit geringer Stetigkeit *Dicranum majus, Cladonia alpestris, C. rangiferina, C. sylvatica, Peltigera aphthosa.*

Zahl der Arten 21 (16–29). Insgesamt wurden in solchen Wäldern 80 Arten notiert: 10 Baumarten, 9 Sträucher, 41 Zwergsträucher und Kräuter, 20 Moose und Flechten.

Die Baumarten sind in diesen Wäldern durch alle Altersstufen vertreten. Die ältesten erreichen 300 Jahre, häufiger 90–290 Jahre, mengenmäßig vorherrschend sind meistens die 150–160jährigen.

Die Wälder in 100–200 m NN gehören zur mittleren borealen Zone. Fast reine *Abies sibirica*-Wälder stocken im Gebiet auf besseren Böden, sind jedoch selten. Die floristische Zusammensetzung des Unterwuchses ist in ihnen die gleiche, die Krautschicht aber infolge der stärkeren Beschattung artenärmer (Zahl der Arten 16); in der Moosschicht fehlen *Polytrichum* und die Flechten ganz, dafür tritt *Lophozia lycopodioides* auf.

In den höheren Lagen der Ylytsch-Niederung entsprechen die Wälder denen der nördlichen borealen Zone: Der Kronenschluß ist 60%, die Höhe der Bäume 16 m, die Bonität V. In der Baumschicht fehlt die Tanne, sie ist aber neben *Sorbus aucuparia* und *Juniperus communis* in der Strauchschicht als f. *repens* vertreten. In der Krautschicht wächst *Empetrum nigrum* (Menge 3), dagegen fehlen *Oxalis* und *Majanthemum.* In der Moosschicht kommt der nördliche Charakter durch das stärkere Auftreten der Flechten (Deckung 2–5%) zum Ausdruck. Die Gesamtartenzahl ist 19 (18–22).

In der subalpinen Stufe nahe an der Waldgrenze oder auf Flächen mit Temperaturinversion sowie auf flachgründigen Böden herrscht bald die Tanne, bald die Fichte vor. Bei einer Bonität V werden die Bäume nur 12 m hoch. In der sonst gleichen Krautschicht wurden notiert: 4 *Deschampsia flexuosa* und 1 *Lycopodium annotinum,* direkt an der Waldgrenze 3 *Empetrum nigrum* und 2 *Lycopodium alpinum;* Flechten mit 20% Deckung.

An steilen zu den Flüssen abfallenden Felshängen des Urals, die nicht ganz vom Boden bedeckt sind, findet man Arvenwälder *(Pinus sibirica).*

Über sie gibt folgende Bestandsaufnahme Auskunft:

Cembretum myrtillosum

Obere Baumschicht: Kronenschluß 60%, Höhe 20 m, ∅ 40 cm, Alter 220 Jahre, Bonität IV.

4 *Pinus sibirica,* 1 *Picea obovata.*

Untere Baumschicht: Kronenschluß 40%, Höhe 14 m, ∅ 15 cm.

3 *Picea obovata,* 2 *Betula pubescens,* 1 *Pinus sibirica.*

Baumjungwuchs: Deckung 70%.

3 *Abies sibirica,* 1 *Pinus sibirica,* 1 *Picea obovata,* 1 *Betula pubescens.*

Strauchschicht: Deckung 10%.

1 *Sorbus aucuparia,* 1 *Rosa acicularis.*

Krautschicht: Deckung 10%–70%.

1–5 *Vaccinium myrtillus,* 2 *Dryopteris linnaeana,* 2 *Linnaea borealis,* 1–3 *Lycopodium clavatum,* 1 *Ramischia secunda,* 1–3 *Equisetum sylvaticum,* 2 *Carex globularis.*

Bodenschicht: Deckung 100%.

3 *Pleurozium schreberi,* 4–5 *Hylocomium splendens,* 3 *Ptilium crista-castrensis,* 2 *Polytrichum commune.*

Wir sehen somit, daß die Krautschicht in allen diesen Waldgesellschaften nur sehr geringe Unterschiede aufweist. Selbst die Fichtenwälder an relativ trockenen Standorten zeichnen sich nur durch ein stärkeres Auftreten von *Vaccinium vitis-idaea* aus und werden deshalb als *Piceetum vaccinio-myrtillosum* oder *P. vacciniosum* bezeichnet. Erst mit beginnender Moorbildung ändert sich der Unterwuchs: *Carex globularis* und *Polytrichum commune* erhöhen ihre Mengenanteile, *Rubus chamaemorus* und *Sphagnum girgensohnii* (5–20% deckend) kommen hinzu und bei weiter fortgeschrittener Vermoorung treten *Vaccinium uliginosum, Empetrum nigrum, Ledum palustre, Chamaedaphne (Lyonia) calyculata, Comarum palustre* und verschiedene *Sphagnum*-Arten auf. Zugleich wird der Fichtenwuchs immer kümmerlicher und auf den richtigen Hochmooren mit *Andromeda, Oxycoccus, Eriophorum vaginatum* u. a. findet man als einzige Baumart schwächliche Kiefern *(Pinus sylvestris).*

Auf die Kiefernwälder entfällt im Naturschutzgebiet ⅓ der gesamten Waldfläche. Aber nur auf Mooren und armen Sanden bildet diese Baumart Dauergesellschaften. Sonst tritt sie vor allem auf Brandflächen auf. Brände können durch Blitzschlag entstehen, werden aber meist durch Menschen verursacht und dringen vom Rande in das Naturschutzgebiet ein; größere Ausmaße nahmen sie jedoch nur in extremen Trockenperioden an. Auf sandigen Böden tritt

die Kiefer nach einem Brande gleich auf, bei lehmigen Böden ist jedoch die Bodenoberfläche nach einem Brand so alkalisch, daß nur Birken *(Betula pubescens)* und Espen *(Populus tremula)* Fuß fassen können, letztere nur auf reicheren Böden. Erst nach einiger Zeit (in den ersten 10–15 Jahren) siedeln sich unter dem Laubholz die Nadelbäume an, wobei nach dem Absterben der ersten Laubwaldgeneration gleich ein reiner Nadelholzwald entsteht. Die Verdrängung der Kiefer auf sandigen Böden fällt der Fichte und Tanne schwer. Die Kiefer herrscht deshalb auf den sandigen Flußterrassen vor.

Die Waldbrände fördern bei relativ hohem Grundwasserstand die Vermoorung, nicht nur infolge der herabgesetzten Transpiration auf den Brandflächen, sondern auch infolge der Verdichtung der Bodenoberfläche. Die Moore nehmen im Naturschutzgebiet etwa 18–20% ein, stellenweise 50% oder sogar 75%.

Kommt die Vernässung nicht wie bei der Vermoorung durch stehendes, sondern durch fließendes Wasser zustande, so erhöht sich zunächst im Unterwuchs gegenüber den zonalen Wäldern der Mengenanteil von *Equisetum sylvaticum,* zugleich werden auch die Farnarten häufiger. Letztere sind besonders für die zeitweilig überschwemmten Auenwälder bezeichnend.

Folgende Bestandsaufnahme kann als Beispiel dienen:

Piceeto-Abietetum athyriosum crenati

Obere Baumschicht: Kronenschluß 70%, Höhe 20 m, ∅ 30 cm, Bonität III–IV;
4 *Picea obovata,* 4 *Abies sibirica.*

Untere Baumschicht: Deckung 50%, Höhe 14 m, ∅ 15 cm;
1 *Picea obovata,* 2 *Abies sibirica,* + *Pinus sibirica,* + *Betula pubescens.*

Strauchschicht: Deckung 30%, Höhe 1–2 m;
2 *Sorbus aucuparia,* 1 *Padus racemosa,* + *Rosa acicularis,* + *Lonicera coerulea,* 1 *Rubus idaeus,* + *Ribes hispidulum.*

Krautschicht: 100% deckend;
4 *Athyrium crenatum,* 2 *Dryopteris linnaeana,* 2 *D. dilatata,* 2 *D. thelypteris,* 3 *Oxalis acetosella,* 2 *Linnaea borealis,* 2 *Maianthemum bifolium,* 2 *Ramischia secunda,* 2 *Aconitum excelsum,* 1 *Trientalis europaea,* 2 *Geranium sylvaticum,* 1 *Rubus saxatilis,* 2 *Equisetum sylvaticum,* 1 *E. pratense,* 2 *Calamagrostis langsdorffii,* 1 *Thalictrum minus,* 1 *Cacalia hastata,* 1 *Paris quadrifolia,* 2 *Stellaria bungeana,* 2 *Atragene sibirica,* 1 *Milium effusum,* 1 *Orobus vernus,* 1 *Delphinium elatum,* 1 *Valeriana volgensis,* 2 *Viola umbrosa,* 1 *Pleurospermum uralense,* 1 *Agropyrum caninum,* 1 *Filipendula ulmaria,* + *Angelica sylvestris,* + *Senecio nemorensis,* + *Chamaenerium angustifolium.*

Bodenschicht: relativ schwach ausgebildet;
4 *Rhytidiadelphus triquetrus,* 2 *Hylocomium splendens,* 1 *Pleurozium schreberi.*

Zahl der Arten 47.

Noch artenreicher sind die etwas trockeneren Auenwälder, in denen außer den obengenannten Arten *Vaccinium-* und 3 *Lycopodium*-Arten, ebenso wie *Struthiopteris germanica* vorkommen (insgesamt 75 Arten notiert). Die Bonität kann III–II erreichen.

Auf die ebenfalls genauer beschriebenen Gebüsch-, Hochstauden- und Wiesengesellschaften können wir nicht eingehen, wollen jedoch darauf hinweisen, daß die Wiesen zum größten Teil als primäre Gesellschaften und nur wenige als anthropogen bedingt betrachtet werden. Es soll sich bei den Wiesen um Stadien der Sukzessionen handeln, die durch die häufige Verlegung der rasch strömenden Flußläufe dauernd neu entstehen und sich oft nur schwer bewalden, z. B. bei starkem Vorherrschen von *Deschampsia caespitosa.* Regelmäßig gemähte Wiesen sind an Stelle der früheren *Salix*-Gebüsche entstanden.

Interessant sind die Feststellungen von KORCHAGIN im Pechora-Ylych-Naturschutzgebiet über die Waldbrände und das Alter der Kiefernbestände.

Auf sauren sandigen Böden, die nach einem Waldbrand leicht ausgelaugt werden, wächst die Kiefer nach 10–20 Jahren zu einem fast reinen Jungbestand heran. In dem oben genannten Naturschutzgebiet gehören die Kiefernbestände auffallenderweise ganz bestimmten Altersklassen an, woraus man schließen darf, daß sie nach Waldbränden um die Jahre 1715, 1765, 1790, 1825, 1895 aufwuchsen. Diese Jahre fallen gerade in die Brückner'schen Dürreperioden, was der Beobachtung entspricht, daß in der borealen Nadelwaldzone Waldbrände vor allem in extremen Dürrejahren auftreten, insbesondere nach 1–2 bereits vorangegangenen Trockenjahren.

Die aufkommende Kiefer kann sich auf extremen Böden der Assoziationsgruppe Pineta cladinosa und P. sphagnosa dauernd halten, auf besseren Böden wird sie dagegen langsam durch die Fichte verdrängt, doch sind dazu Zeiträume von 100 oder mehr Jahren notwendig. In diesem

Zeitraum kann sich aber ein Brand wiederholen, wodurch die Kiefer auch in diesem Gebiet begünstigt wird.

Bei Bodenbränden wird die Krautschicht vernichtet, doch kann sie nach 2–3 Jahren wiederhergestellt sein, weil die Arten mit unterirdischen Ausläufern, zu denen die *Vaccinium*-Arten gehören, sofort wieder austreiben. In Westsibirien werden deshalb zur Erzielung besserer Preiselbeer-Ernten Kiefernwälder mit alten *Vaccinium vitis-idaea*-Beständen mit Absicht abgebrannt, um deren Verjüngung und stärkeres Fruchten herbeizuführen.

8.3.2 Die sibirische Taiga

Man unterscheidet in Sibirien die *Dunkle Taiga* mit einer Baumschicht aus *Picea obovata, Abies sibirica,* Sibirischer Arve (*Pinus sibirica = Pinus cembra* ssp. *sibirica*) und *Larix sibirica* sowie die *Helle Taiga* aus *Larix dahurica* mit wenig *Picea obovata.*

Die *Dunkle Taiga* greift, wie erwähnt, im Einzugsgebiet der Pechora und der oberen Kama westlich vom Ural noch in das nordöstlichste Europa über und ersetzt dort die sonst verbreiteten Fichtenwälder aus *Picea abies* und *Picea obovata.* In Sibirien bedeckt die Dunkle Taiga oft vollständig den weniger kontinentalen Teil Westsibiriens bis zum Yenisey (Abb. 8.3.21–8.3.23), soweit sie nicht den Mooren weichen muß.

Auf Abb. 8.3.24 ist die Taiga-Verbreitung in Osteuropa und die der Dunklen Taiga Sibiriens westlich vom 130 ° E dargestellt. Die weißen Flächen in Westsibirien sind durch die vorherrschenden Moorflächen bedingt (vgl. p. 474). Größere Flächen dieser Taiga sind unmittelbar am Yenisey vorhanden und im Einzugsgebiet seines großen Nebenflusses der Angara, (die dem Baikal-See entspringt), ebenso nördlich vom Baikal-See.

Der auf dieser Karte freie Raum in Zentral- und Ostsibirien wird von Lärchenwäldern der *Hellen Taiga* eingenommen, deren Verbreitung auf Abb. 8.3.25 dargestellt wird. Auch sie ist eine Verkleinerung der farbigen Originalkarte. Die verschiedenen Farben derselben sind als hellere oder dunklere, bzw. verschieden schraf-

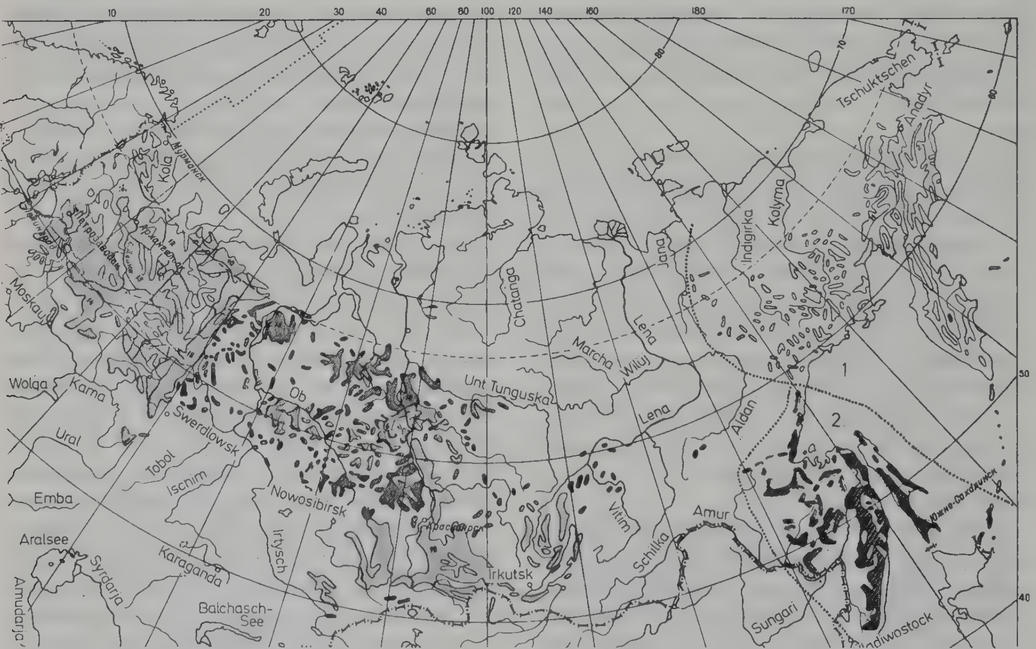


Abb. 8.3.24 Verkleinerte Wiedergabe einer farbigen Karte aus Descr. Veget. URS 8, Vol. 1, 1956 der Taiga-Verbreitung in Osteuropa (heller Ton) und der verschiedenen Typen der Dunklen Taiga in Westsibirien (große Lücken im Ob-Gebiet durch Vermoorung). Im Osten: 1 Krummholzbestände von *Pinus pumila,* 2 ostasiatische vorwiegend Nadelholzwälder, z. T. jedoch Laubwälder (im farbigen Teil der Originalkarte russische Bezeichnungen belassen).

fierte Flächen wiedergegeben und stellen einzelne Typen der Hellen Taiga dar, auf die wir nicht näher eingehen.

In Sibirien werden verschiedene Grade der Kontinentalität unterschieden. Auf dieser Karte sind die Grenzlinien ——0—— der relativ geringen Kontinentalität, -----10----- der mittleren und -.-.-.20-.-.-. der extremen Kontinentalität eingetragen. Die dicke Umrandungslinie umfaßt die ganze Taiga-Zone (ZB VIII).

Die ——0—— verläuft von Moskau durch die nördliche Tundra-Zone bis fast zur Bering-Straße (bei Anadyr) und über Kamchatka nördlich von Japan.

Die -----10----- Kontinentalitätsgrenze schließt praktisch das ganze getönte Gebiet der Hellen Taiga ein, d. h. die Verbreitung von *Larix dahurica.*

Der westlichste schraffierte Teil außerhalb des Kontinentalitätsgrades 10 (westlich vom Yenisey) gibt die Verbreitung von *Larix sibirica* schon innerhalb der Dunklen Taiga wieder, namentlich in deren nördlichsten Teil an der Waldgrenze und in der Waldtundra, aber auch im südlichen Zentralsibirien bis an die Steppengrenze. Das extremste kontinentale Gebiet innerhalb der 20. Grad Grenze umfaßt nur das Lena-Aldan- und Yana-Becken mit dem Kältepol. In diesem Gebiet kommt auch nur *Larix dahurica* (mit *Pinus sylvestris*) vor, aber das Klima ist im Sommer arid, so daß es sogar verbrackte Flächen und ganz extreme Thermokarsterscheinungen gibt, auf die wir noch zurückkommen.

Auf der Abb. 8.3.26–8.3.27 sind 2 Klimadiagramme aus Ostsibirien dargestellt. Sie sind für

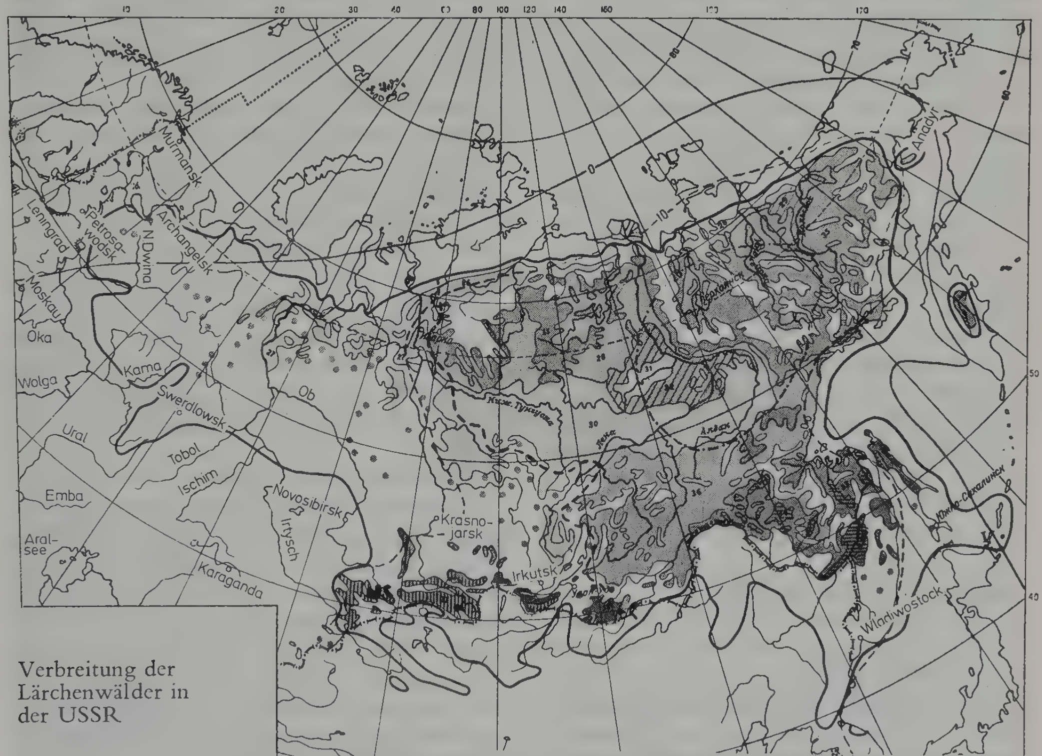


Abb. 8.3.25: Wie bei Abb. 8.3.24 verkleinerte Wiedergabe einer farbigen Karte mit der Verbreitung der Hellen Taiga. Dicke Linie = Arealgrenze der Gattung *Larix* in Nord-Eurasien. Grenzlinien der Kontinentalitätsgrade: –0– Linie (von Moskau über die Taimyr-Halbinsel und Kamchatka nach Nord-Japan), ---10--- Linie (von Krasnoyarsk nach Norden zur Lena-Mündung und an der Nord- sowie Ostküste entlang; -·-20-·-· Linie umgrenzt das extrem kontinentale Ostsibirische Gebiet (Yakutien) mit dem Lena- und Yana-Becken. In diesem Gebiet kommt nur *Larix dahurica* vor, *Larix sibirica* ist dagegen in West- und Zentralsibirien verbreitet; die Grenze zwischen beiden Arten ist durch die dick gestrichelte Linie vom Baikalsee und östlich vom Yenisey angedeutet.

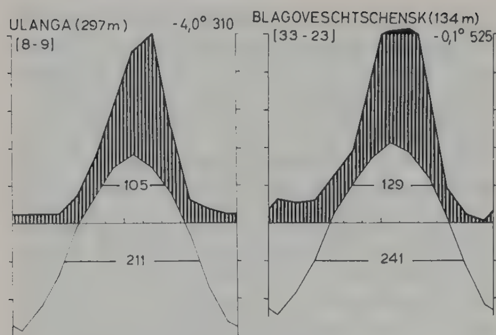


Abb. 8.3.26–8.3.27: Klimadiagramme aus Ostsibirien: Ulanga 53° N und Blagoveshshensk am Amur 50½° N (bereits Grenzgebiet zur Steppe) Klimadiagramme aus Yakutien auf Abb. 8.1.7 und 8.1.8).

die Helle Taiga typisch. Die Niederschläge kommen durch Störungen aus dem pazifischen Raum: die Winter sind relativ trocken, fast die gesamten Niederschläge fallen im Sommer (sehr spitze Form der Niederschlagskurve), der warm ist, während sich die Winter unter dem Einfluß des ostsibirischen Hochs durch ihre Strenge auszeichnen. Von den beiden Lärchen steht *Larix sibirica* der europäischen *Larix decidua* näher; sie verträgt im Zono-Ökoton VII/VIII, also an der Steppengrenze, auch eine leichte Verbrakkung. *Larix dahurica* dagegen steht der amerikanischen *Larix laricina* näher und ist weniger empfindlich gegen Vermoorung. Die Verbreitungsgrenze dieser Lärchen im subpolaren Gebiet werden ähnlich wie bei der Lärche in den Alpen (p. 102), durch Frosttrocknis bestimmt als einer Folge der unvollständigen Ausbildung der vor Wasserverlust schützenden Außenschichten (Cuticula und Kork) bei den Stengeln und Überwinterungsknospen.

Vegetation der Dunklen Taiga

Von den verschiedenen Baumarten der Dunklen Taiga reicht *Pinus sibirica* weniger weit nach Norden, dagegen steigt sie im Gebirge fast bis zur Waldgrenze. Sie nimmt mit flachgründigen Böden vorlieb und bildet sogar als *P. sibirica* v. *humistrata* ein Krummholz, das man aber nicht mit der verwandten *Pinus pumila* in Ostsibirien (vgl. Abb. 8.3.24) verwechseln darf. *Picea obovata* tritt in den Gebirgen immer mehr zugunsten von *Abies sibirica* und *Pinus sibirica* zurück. Oft herrscht im Gebirge auf besseren Böden *Abies sibirica* vor. Diese Wälder sind besonders schattig; es ist die «Finstere Taiga». Auf Kahlschlägen oder nach Waldbränden entwickeln sich *Pinus sylvestris*- und *Larix sibirica*-Wälder mit Hochstauden (*Delphinium elatum, Aconitum excelsum, Thalictrum minus, Pleurospermum uralense, Calamagrostis elata* u. a.)

Im Unterwuchs der Wälder herrscht der hylocomiosa-Typus vor. Ein Beispiel ist auf p. 483 aus dem Gebiet bei Tomsk angeführt. Südlich vom 60. Breitengrad in der südlichen Taiga-Zone mischen sich schon Elemente des Laubwaldes hinzu, wie *Aegopodium podagraria, Pulmonaria mollissima* u. a. (über Laubwaldrelikte im Kuznetzk-Alatau-Gebiet vgl. p. 31).

In den Wäldern des östlichen Sayan-Gebirges herrscht *Pinus sibirica* vor und im Unterwuchs tritt *Rhododendron aureum* auf. Um den Baikal-See und im Tuwa-Gebiet wird *Picea obovata* seltener, während *Larix sibirica* oft vorherrscht und die obere Waldgrenze bildet. Im Unterwuchs der hylocomiosa-Gruppe mit Zwergsträuchern gesellen sich andere Arten hinzu, wie *Bergenia crassifolia,* die früher als Gerbstoffpflanze (in den Blättern bis 40% Gerbstoffe) kultiviert wurde, sowie *Dasiphora (Potentilla) fruticosa* ebenso wie *Betula rotundifolia* (aff. *B. nana*), *Betula humilis, Lonicera altaica, Rhododendron chrysanthum* u. a. Die Hochstaudenfluren bestehen aus *Senecio nemorensis, Veratrum album* ssp. *lobelianum, Anthriscus sylvestris, Chamaenerium angustifolium, Lilium martagon, Bupleurum aureum, Crepis sibirica, Cacalia (Senecio) hastata, Heracleum dissectum* (weitere Angaben bei Walter 1974, S. 79–81).

Das Klima in Zentralsibirien gibt das Klimadiagramm von Irkutsk wieder (Abb. 8.1.5).

Vegetation der Hellen Taiga

Von den 250 Millionen Hektar mit Lärchenwald entfallen die meisten auf die *Larix dahurica*-Wälder im kontinentalen, zentralen und östlichen Teil Sibiriens nördlich von 49 °N. Es sind meist Reinbestände (als präglaziales Relikt kommt *Picea obovata* vor) mit einem armen Unterwuchs auf Podzol-Böden oder Humus-Podzolen mit schwachem Bleichhorizont. Die Lärchen-Bestände sind licht (1000 Stämme pro Hektar) oder sogar parkartig.

Bei dem riesigen Verbreitungsgebiet der Hellen Taiga kommen natürlich viele Assoziationen vor, auf die wir nicht eingehen. Der Permafrostboden ist in diesem Gebiet 250–400 m mächtig, nur die obersten 10–50 cm tauen im Sommer auf (an gut dränierten Hängen und bei Sand- sowie Kiesböden 100–150 cm).

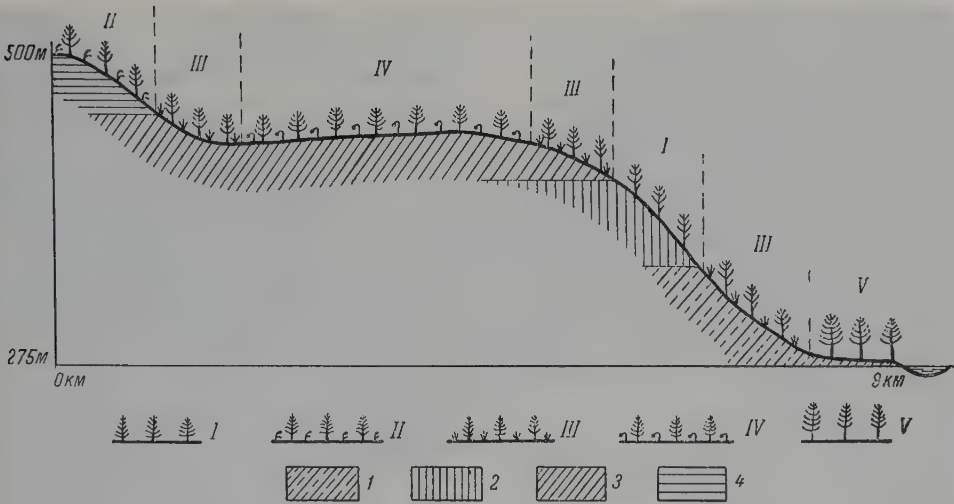


Abb. 8.3.28: Vegetationsprofil von der Wasserscheide bis in ein Flußtal (nach LUKICHEVA). Offene Lärchenwälder = Laricetum: I L. parvicariceto-dryado-cladoniosum, II L. uliginoso-cladoniosum, III L. uliginosum (moos- und flechtenreich), IV L. ledosum (moos- und flechtenreich). Geschlossene Lärchenwälder = Laricetum, V mit *Betula exilis* oder moosreiche mit *Ledum* zusammen mit Carices-Hypnaceen-Mooren.
Geologischer Untergrund: 1 bituminöse bunte Schichten, 2 kalkreiche Dolomite, 3 kalkhaltiger Sandstein, 4 Dolomite. Höhenangaben in m NN, Breite des Profils 9 km.

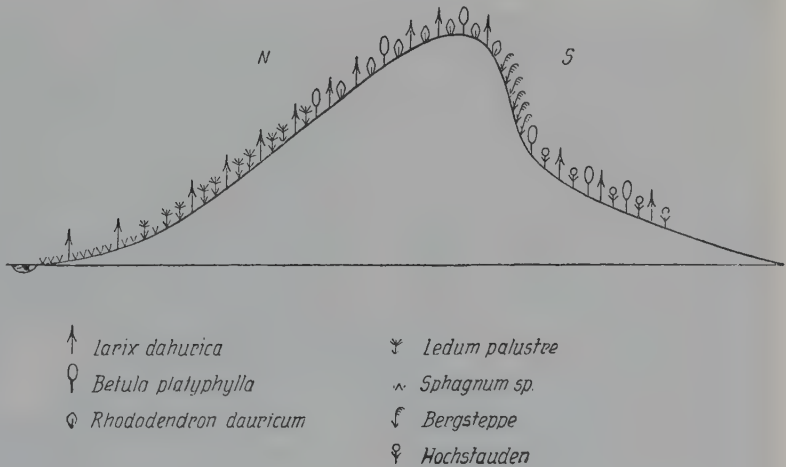


Abb. 8.3.29: Vegetationsprofil durch den nördlichen Großen Hingan (nach DANERT et al. 1960). Kuppen und oberer Nordhang *Larix-Rhododendron*-Wald, darunter *Larix-Ledum*-Wald, vernäßte Senke *Larix-Sphagnum*-Wald. Am Südhang Gebirgssteppe, darunter *Larix-Betula*-Wald.

Der Aufbau der Wälder ist folgender:

Baumschicht: *Larix dahurica* bis 14,5 m hoch (Stammdurchmesser bei 150 Jahre alten Bäumen 18 cm).

Strauchschicht: *Alnus fruticosa, Betula fruticosa, Juniperus sibirica, Salix* spp.

Zwergstrauchschicht: *Arctous alpina, Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum, Empetrum nigrum, Dasiphora (Potentilla) fruticosa, Ledum palustre.*

Krautschicht: Insgesamt werden 52 Arten genannt.

Moosschicht: 25 Moosarten und 9 Flechtenarten.

Als Beispiel der Gliederung einer unberührten Vegetationsdecke bringen wir die Abb. 8.3.28. Diese *Larix dahurica*-Wälder findet man sogar noch in Nordchina, namentlich an den Nordhängen der Gebirge (Abb. 8.3.29).

Neben den Wäldern spielen Gebüsche in Fluß-

auen eine große Rolle; auf Talböden, die häufig überschwemmt werden, wächst *Betula exilis*.

Interessant ist das Vorkommen von natürlichen Wiesen in völlig unbesiedelten Gebieten:

Auf sandig-schlammigen Ablagerungen findet man Graswiesen aus *Roegneria (Agropyron) borealis, Asperella sibirica, Trisetum spicatum* und *Bromus sibiricus* (Deckung 80%). Eine Bewaldung wird wahrscheinlich durch häufige Umlagerung des Bodens der Auen verhindert.

Auf mehr kiesigen Böden und tieferem Grundwasserstand blühen im Frühjahr schöne krautreiche Wiesen: *Trollius sibiricus, Anemone ochotensis, Pulsatilla multifida, Galium boreale, Libanotis condensata, Linum komarovi, Aster alpinus, A. sibiricus, Sanguisorba officinalis, Primula gigantea, Thalictrum alpinum, Hedysarum dasycarpum, Potentilla stipularis, Stellaria peduncularis* und Arten der auch in Nordamerika verbreiteten Gattungen *Phlox sibirica* und *Zigadenus (Zygadenus) sibirica* (Liliaceae). Die Gräser blühen erst später (*Ptilagrostis* cf. *Stipa*) *mongolica, Festuca supina, Bromus sibiricus, Limnas stelleri, Poa alpigena* u. a. Auf kleinen Erhebungen wachsen Zwergsträucher *(Vaccinium uliginosum, Arctous, Dryas),* vereinzelt *Salix*- und *Betula*-Sträucher.

Auf die Moore entfallen nur 5–10% der Gesamtfläche, wobei Moore mit Carices und Hypnaceen überwiegen (vgl. Walter 1974, S. 82–89).

Wir fügen 5 Aufnahmen (Abb. 8.3.30–8.3.34) aus einem noch unberührten Gebiet hinzu, die uns dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden.

Extremstes kontinentales Gebiet

Es umfaßt in Zentral-Yakutien das Lena-Becken mit den Nebenflüssen Vilyui und Aldan sowie östlich davon das Yana-Becken mit Verkhoyansk und das Indigirka-Becken mit Oimekon (Oimyakon) dem Kältepol (vgl. Klimadiagramme von Yakutsk und Oimekon auf Abb. 8.1.7–8.1.8). Aber nicht nur die Tempera-



Abb. 8.3.30–8.3.34 Fünf Aufnahmen der Hellen Taiga aus dem fast unberührten, gebirgigen nördlichen Transbaikalgebiet längs der neuen Baikal-Amur Bahnlinie, von dem die Vegetation vom 98° E bis zum 140° E (etwa 5000 km) in einer Breite von 350–400 km im Maßstab 1:2,5 Millionen kartiert wurde (Fotos von L. A. Plastinin).

Abb. 8.3.30: Kodar-Gebirge, Podgolez-Stufe mit *Larix dahurica*-Wald im Vordergrund mit *Pinus pumila*-Krummholz im Hintergrund.

Abb. 8.3.31: *Larix dahurica*-Wald im Tal des Kodar-Gebirges.



Abb. 8.3.32: Moore im *Larix dahurica*-Wald des Charsk-Beckens.

turen sind in diesem Gebiet extrem, sondern die Sommerniederschläge so gering, daß die Klimadiagramme eine Dürrezeit anzeigen. Der Lärchenwald kann hier nur gedeihen, weil durch das ständig tiefere Auftauen des Permafrostbodens den Baumwurzeln dauernd Wasser zur Verfügung steht.

Durch die extrem tiefen Wintertemperaturen und die starke Erwärmung im Sommer machen sich hier Thermokarsterscheinungen im gigantischen Ausmaße bemerkbar:

Die während der Eiszeit abgelagerten Lößböden trockneten im Sommer so stark aus, daß sie Risse erhielten, die in Form von Rauhreif mit Eis ausgefüllt wurden. Es bildeten sich mächtige Eiskeile in diesen Yedoma-Lößen (vgl. Bd. 1, p. 138). Werden solche Lößschichten durch Flüsse, z. B. durch den Aldan angeschnitten, so erwärmen sie sich im Sommer an Südhängen sehr stark und das Eis schmilzt. Da auf dieses bis zu 80 Volum% der Lößablagerung entfallen, sinkt der Boden zusammen und rutscht mitsamt dem darauf wachsenden Wald in den Fluß (Abb. 8.3.35). Die im Wasser schwimmenden Baumstämme sind für diese Flüsse charakteristisch. Die Sonne «verspeist» sozusagen den Boden, deshalb die Bezeichnung «Yedom» (von «Yeda» russ. = Speise). Der oberste Rand dieser Hänge ist im Sommer warm und trocken und mit einer krautreichen Steppenvegetation bewachsen auf noch nicht aufgetautem Permafrostboden. Besonders auffallend sind die kerzenförmigen Blütenstände der Crassulacee



Abb. 8.3.33: *Cypripedium macranthum* – eine seltene Art der Taiga unter einem *Rhododendron dauricum* Unterwuchs.

Abb. 8.3.34: Blick in das tiefe Muysche Becken (Baikal-Typus) vom hohen Gebirgsrücken mit Auenwäldern aus *Larix gmelini* und *Picea sibirica,* die bei Hochwasser fast völlig überschwemmt werden.

Orostachys spinulosa (Abb. 8.3.36–8.3.37). Diese Steppen mit *Ephedra* sind Relikte der noch kontinentaleren periglazialen Steppen der Eiszeit für deren Pollenspektrum *Ephedra* besonders charakteristisch ist. *Ephedra monosperma* kommt auch heute noch in dieser Steppe vor.

Noch gewaltiger ist die Bodenbewegung in ebener Lage. Lokale Zunahme der Strahlungsbilanz und des Wärmeflusses, z. B. durch natürliche Waldbrände (im Mittel brennen die Waldflächen alle 180–240 Jahre ab), führen zu einer Zunahme der Tiefe des sommerlichen Auftaubodens, d. h. der «aktiven Schicht». Das Eis im Mutterboden schmilzt und der Boden sackt zusammen, d. h. es entstehen oft kilometergroße abflußlose Senken – die sogenannten «Alasse». Durch das Steigen des Grundwassers wird auch der benachbarte Wald ertränkt (Abb. 8.3.38). Mit der Zeit verlanden die Alasse, es entstehen Wiesen. Der Wärmefluß verändert sich wieder – er wird ungünstiger. Es bilden sich Eiskerne im Boden, die das Wasser an sich ziehen und den Boden emporwölben. Infolgedessen entstehen richtige eiserfüllte Hügel, die sich als Folge der guten Bodendränage bewalden, vor allem mit Kiefern; an den steilen warmen Hängen wachsen Steppenarten (Abb. 8.3.39). Diese Hügel, «Bulgunyakhi» (= Pingo) genannt, wachsen so lange in die Höhe bis sie aufbrechen, die sommerliche Wärme in sie eindringt und der Eiskern schmilzt. Die Hügel brechen zusammen und können wieder zu Senken werden. Die Lebensdauer dieser Hügel schwankt von einigen Jahrzehnten bis zu vielleicht tausend Jahren. Sie wurden schon von den ersten Reisenden Mitte des 17. Jahrhunderts erwähnt.



Abb. 8.3.35–8.3.39: Aufnahmen aus dem extremen Thermokarstgebiet Yakutiens (Foto B. FRENZEL, aus WALTER 1984).

Abb. 8.3.35: Durch Thermokarst bedingte Zerstörung des *Larix dahurica*-Waldes am Fluß Aldan: Die obersten 5–8 m des waldtragenden Yedom-Lößes tauen am Uferhang in Südexposition auf und der wasserübersättigte Schlamm transportiert die umgestürzten Bäume zum Fluß Aldan hinunter.



Abb. 8.3.36: Durch Thermokarst entwaldetes südexponiertes Ufer des Aldans trocknet aus und wird durch eine Steppenvegetation bewachsen (vgl. Abb. 8.3.37).



Abb. 8.3.37: Aufnahme der Steppenvegetation am Südhang mit den kerzenförmigen Blütenständen der *Orostachys spinulosa* (Crassul.), unten rechts dichte Fruchtstände, von *Alyssum,* verschiedene Steppengräser und Kräuter.



Abb. 8.3.38: Durch Auftauen der obersten 15–20 m des Bodens senkt sich dieser, es entsteht ein abflußloses Becken (Alass) im Wald und die Bäume *(Larix dahurica)* sterben ab.



Abb. 8.3.39: In einem verlandeten alten Alass bildet sich durch Eisheben ein Hügel mit Eiskern (Bulgunyakh = Pingo), der sich mit einer Steppenvegetation bedeckt und sich mit Kiefern bewaldet, aber mit der Zeit Trockenrisse erhält, zerfällt und wieder zu einem Alass wird.

Diese ständige Bodendynamik war wohl für die ganze Postglazialzeit typisch. Auf das Vorhandensein der Steppenrelikte aus der Glazialzeit in diesem ariden Gebiet hatten wir bereits in Bd. 1 hingewiesen (dort p. 135–141). Der aride Klimacharakter wird auch durch das Auftreten von Salzböden mit einer halophilen Vegetation in den abflußlosen Senken bestätigt. Das sind die «Tscharany» – baumfreie offene Stellen mit solonzierten Böden oder sogar solonchakartigen Torfgleyböden, auf denen halophile Gräser, *Puccinellia tenuiflora* und *Hordeum brevisubulatum,* wachsen; aber auch richtige Halophyten treten auf, wie *Salicornia europaea, Atriplex litoralis* und *Spergula marina.*

Die komplizierten Höhenstufenfolgen der ostsibirischen Gebirge, vor allem auch die um den Baikalsee herum und im südlicheren Tuwa-Gebiet ebenso wie die Gebirge der östlichen Küstengebiete mit ostasiatischen-nordamerikanischen Florenelementen wurden bei WALTER 1974, S. 90–104 behandelt und sollen hier nicht wiederholt werden.

Eine eingehende ökologische Forschung konnte in diesen meist schwer zugängigen und sehr ausgedehnten Gebieten noch nicht in Angriff genommen werden.

8.4 Die Konsumenten

Ein geschlossener Nadelholzwald der Taigazone bietet der Tierwelt nur wenig und sehr einseitige Nahrung an. Aber die zahlreichen Brandflächen mit den auf ihnen ablaufenden Sekundärsukzessionen von offenen Pflanzengesellschaften über lichte Birken und Espen-Beständen zu Kiefernwäldern verbessern das Nahrungsangebot sehr wesentlich. Nach einem Brand von Kiefernwäldern fruchten die Preißelbeeren *(Vaccinium vitis-idaea)* besonders stark, was für die Beerenernte von Bedeutung ist.

Außerdem hat KRAUKLIS (1975) gerade für die Dunkle Taiga aus *Abies sibirica, Picea obovata, Pinus sibirica* und *Larix sibirica* festgestellt, daß die Entwicklung der Bestände zyklisch mit 3 Phasen verläuft: 1) Eine aktive Verjüngungsphase oder Jugendphase mit positivem Phytomassezuwachs, 2) eine normale Optimalphase mit geschlossenem Kronendach und 3) eine Alterungs- und Zerfallsphase mit zunehmender Auflichtung der Bestände. Die Taiga ist somit keine geschlossene Nadelwaldzone, sondern sehr inhomogen, ein Makromosaik von offeneren und geschlosseneren Waldbeständen. Dazu kommen die offenen Pedobiome der Moore und der Flußauen sowie der Seeufer.

Auf diese Weise findet die Tierwelt doch ein reicheres und mannigfaltiges Nahrungsangebot. Aber im Vergleich zu der offenen Steppenlandschaft mit den weiten Grasfluren ist der Wildreichtum der Nadelwälder sehr gering. Das anfallende tote Holz und die harzreiche Nadelstreu werden nur durch besondere Spezialisten verwertet. Die Ungunst der Verhältnisse wird durch das Klima mit den langen Wintern und den kühlen Sommern verstärkt. Viele Arten sind echte Winterschläfer und die Mehrzahl der Vögel sind Zugvögel. Auch der Fraß des Holzes und dessen Abbau wird durch die niedrigen Temperaturen verlangsamt und das um so mehr, je weiter nördlich das Gebiet liegt.

Aktiv im Winter bleiben die großen Herbivoren, in Eurasien der mächtige Elch *(Alces),* ebenso der Schneehase *(Lepus timidus)* und unter der Schneedecke bei Temperaturen wenig unter Null Grad die Wühl- und die Spitzmäuse, von den großen Raubtieren die Wölfe, während der Bär in Winterschlaf fällt. Die Taiga war früher ein Gebiet der Pelzjäger und lieferte die wertvollen Hermelinfelle. Heute spielen sie nicht mehr diese Rolle. Schon in der unberührten Taiga sind zyklische Populationschwankungen für viele Tierarten bezeichnend (FORMOSOF 1932, vgl. TISCHLER 1974). Nach Jahren guter Samenernten der Nadelbäume mit den ölhaltigen Samen vermehren sich stark die Seidenschwänze (Bombycilla), Kreuzschnäbel *(Loxia),* Häher *(Perisorius),* Eichhörnchen *(Sciurus),* Rötelmäuse *(Clethrionomys)* u. a., worauf sich die Zahl der entsprechenden Raubtiere rasch erhöht, wie der *Martes-* und *Mustela-*Arten sowie der Greifvögel *(Buteo, Acciper),* was wiederum einen Rückgang der Samenfresser bedingt. Auch starker Raupenfraß wird periodisch in der Taiga beobachtet. In Sibirien sind es die Spinner *Dendrolimus superus sibiricus* und *D. spectabilis.* Für die Nadelhölzer sind im Norden die Lichtverhältnisse im Sommer sehr günstig, für die Insekten dagegen die niedrigen Temperaturen für die Aktivität und Vermehrung ungünstig, so daß das Gleichgewicht zwischen Produzenten und Konsumenten nach Süden zu immer günstiger für die letzteren wird. Die Gefahr von Kahlfraß wird somit nach Süden größer, was für die Nadelhölzer gefährlicher ist als für die Laubhölzer, da der Nadelholzbaum die Nadeln im selben Jahr nicht regeneriert und

im nächsten Jahr weniger Nadeln bildet oder ganz abstirbt.

Viele Tiergruppen wie Schnecken, Tausendfüßler, Spinnen, Insekten oder Wirbeltiere sind in den Nadelwäldern im Vergleich zu den Laubwäldern durch andere Arten, aber meist naher Verwandtschaft vertreten (TISCHLER 1984).

Eine spezielle Untersuchung der Fauna liegt für mehrere Waldgebiete des Oberlaufs des Moskwa-Flusses vor (KOROLKOVA und KORNEYEV 1982), doch wurden nur 30 Säugetierarten festgestellt, davon gehörten 11 Arten zu den Nagetieren, von denen *Clethrionomys glareolus* besonders verbreitet ist, das gilt auch für die Waldmaus *Apodemus silvaticus* vor allem unter Laubhölzern.

1978 fruchtete die Fichte sehr stark, infolgedessen waren die Eichhörnchen *(Sciurus vulgaris)* sehr zahlreich.

Unter den 6 Insectivoren war der Maulwurf *(Talpa europaea)* besonders häufig, auf dessen Haufen die Baumarten gerne keimen. *Sorex minutus* und *S. caecuticus* sind zahlreich insbesondere in Kiefernwäldern. *Neomys fodiens* ist an Bachufer gebunden. Auch Raubtiere sind stark vertreten: Der Fuchs *(Vulpes vulpes)* hat seine Baue in allen Wäldern. Der Dachs *(Meles meles)* und *Nyctercustes procyonoides* wurden durch den Menschen stark dezimiert. Das Schneewiesel *(Mustela niveus)* ist vereinzelt verbreitet, während das Hermelin an Wasserbecken vorkommt, dagegen wurden die Spuren vom Iltis *(Mustela putorius)* in verschiedenen Waldgebieten festgestellt. Der Marder *(Martes martes)* ist selten. Zweimal konnten Fischottern *(Lutra lutra)* festgestellt werden. Von Paarhufern sind drei Arten vertreten. Der Elch *(Alces alces)* war auf 75% der Probeflächen vertreten. Er kann erheblichen Schaden anrichten; in zwei Waldbezirken waren 34–38% der Fichtenstämme geschält. Sehr deutlich macht sich die Tätigkeit der Wildschweine *(Sus scrofa)* bemerkbar; sie bevorzugen Eichen, aber sind auch in Kiefernwäldern zu finden; ihre Tätigkeit ist eher nützlich, denn sie lockern den Boden und vernichten viele Insekten sowie Nager. Das Reh *(Capreolus capreolus)* ist in Osteuropa äußerst selten. Von Hasen kommen *Lepus timidus* und *L. europaeus* vor.

Von Vögeln sind sowohl Arten der Mischwälder als auch solche der Nadelwälder vertreten. Von den 130 Arten nisten 126 im Gebiet. Auf den Probeflächen fand man 74 Arten. Die häufigsten sind der Fink *(Fringilla coelebs)*, das Rotkehlchen *(Erithacus rubecula)*, Waldlaubsänger *(Phylloscopus sibilatrix)*, Mönchsgrasmücke *(Sylvia atricapilla)*, die Kohlmeise *(Parus maior)*, die Blaumeise *(Parus caeruleus)*, der Fliegenschnäpper *(Muscicapa hypoleuca)*, der Baumpieper *(Anthus trivialis)*, der Fitis *(Phylloscopus trochilus)*, die Weidenmeise *(Parus montanus)*, die Wacholderdrossel *(Turdus pilaris)*, die Spechte (*Dendrocopos maior* und *D. minor*), sowie der Kleiber *(Sitta europaea)*. Die Piceeta nemoralia sind in diesem Gebiet besonders verbreitet, in ihnen findet man 515–860 Nester pro km^2 von 32–56 (64) Arten.

Auf weitere Einzelheiten der Verbreitung können wir nicht eingehen, weil sie keinen direkten Bezug zu den ökologischen Problemen haben. Die genaue Liste mit lateinischen Namen findet man auf Seite 208–210 der Originalarbeit.

Die eigentlichen Arten der borealen Wälder, die noch um Moskau vorkommen, sind *Tetrastes bonasia* (Haselhuhn), *Dryocopus martius* (Schwarzspecht), *Picoides tridactylus* (Dreizehenspecht), *Turdus pilaris* (Wacholderdrossel), die sich derzeit im ZB VI in Mitteleuropa ausbreitet, *Parus montanus* (Weidenmeise), *Fringilla montifringilla* (Bergfink), *Loxia pytyopsittacus* (Kiefernkreuzschnabel), *Pyrrhula pyrrhula* (Gimpel oder Dompfaff).

8.5 Die Destruenten

Über die jährlich dem Boden zugeführte Streumenge in Abhängigkeit vom Alter der Bestände gibt die Abb. 8.5.1 für Fichtenbestände in Osteuropa und Abb. 8.5.2 für Kiefernbestände Auskunft. Das Anwachsen der Streumenge im Boden mit zunehmendem Alter der Bestände zeigt Abb. 8.5.3. Während die Phytomasse der Pineten bei 120jährigen Beständen schon den Höchstwert erreicht, reichert sich die Streumenge noch weiter an, so daß der Maximalwert erst bei 250jährigen Beständen erreicht wird und dann 3–4 mal größer ist als die stehende Phytomasse.

Natürlich wird ein Teil der Streu schon früher dauernd abgebaut, aber erst bei sehr alten Beständen tritt ein Gleichgewicht zwischen Zugang und Abbau ein. MEYER rechnet für die völlige Zersetzung der Streu in Mitteleuropa bei Fichtenbeständen auf Podzolböden mit 120 Jahren, aber je kälter das Klima ist, desto langsamer

erfolgt die Zersetzung und desto mehr organische Substanz reichert sich im Boden an.

Ein kräftiger Abbau erfolgt bereits in der obersten Bodenschicht (Förna), wo eine mechanische Zerkleinerung durch Arthropoden beginnt. Da die Nadelstreu sauer reagiert, treten im Boden die Regenwürmer zurück, dafür ist die Enchytraeiden-Fauna reicher als in Laubwäldern. Die Bakterien werden durch die saure Reaktion und bakterizide Stoffe gehemmt, so daß der Abbau der Streu vor allem durch Pilze erfolgt, von denen viele Mykorrhizapilze sind, die den Baumwurzeln die Nährstoffe zuführen (vgl. dazu Björkman 1956, Meyer 1964 und

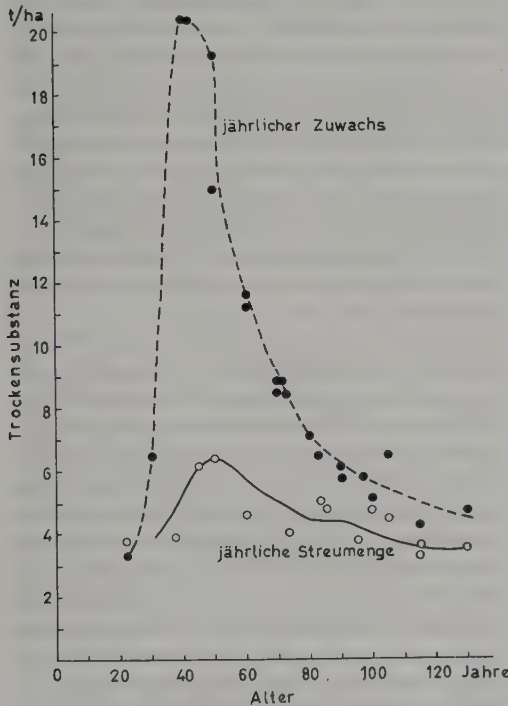


Abb. 8.5.1: Bruttoproduktion (jährlicher Zuwachs) und die davon abgehende jährliche Streumenge der Baumschicht in verschieden alten Fichtenbeständen. Die Nettoproduktion entspricht der Differenz zwischen beiden Kurven. Sie ist bei 30–50jährigen Beständen am größten (nach Rodin, aus Walter 1968).

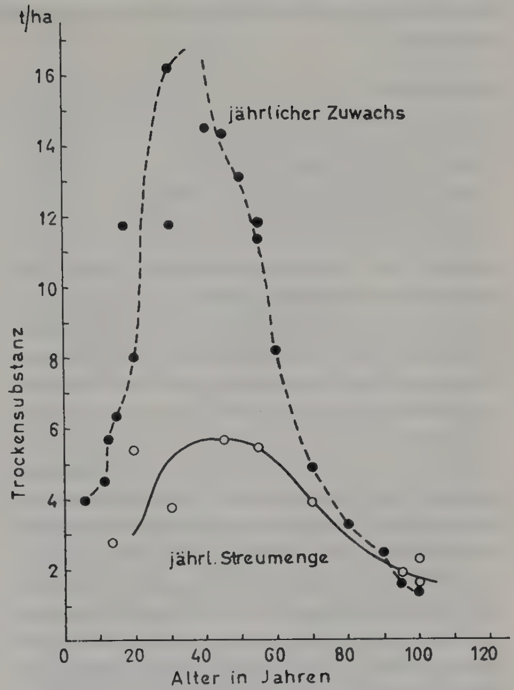


Abb. 8.5.2: Dasselbe wie bei Abb. 8.5.1, aber für Kieferbestände, bei denen die 40–50jährigen Bestände die größte Produktion aufweisen (nach Rodin, aus Walter 1968).

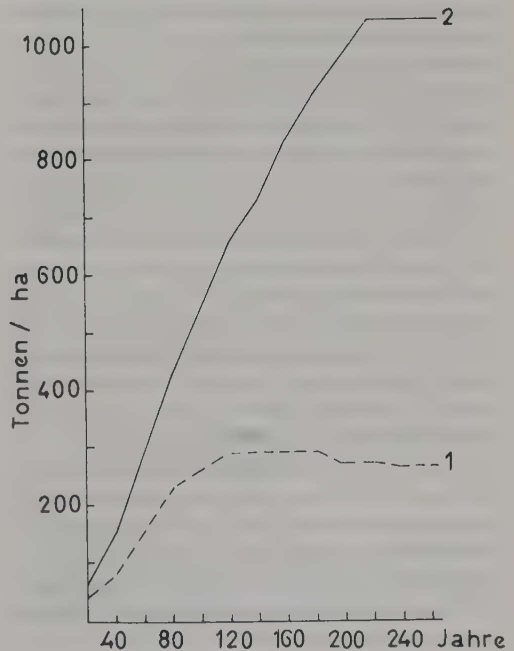


Abb. 8.5.3: Versuche mit verschieden alten Pineten mit *Vaccinium myrtillus* im Unterwuchs nach Molchanov (aus Walter 1968). Oberirdische Phytomasse (1) und die am Boden angereicherte Streumenge (2) in Abhängigkeit vom Alter des Bestandes. Nur die Streumenge nimmt bei über 100 Jahren alten Beständen noch zu.

Tab. 8.6: Jährliche Produktion an Trockenmasse in kg · ha^{-1} bei den einzelnen Schichten von Moorwäldern in Osteuropa

Bestandesart	Baum-schicht	Strauch-schicht	Kraut-schicht	Moos-schicht	Insgesamt
Krautiger Fichten-Sumpfwald	850	8	89	959	1906
Zwergstrauch-Kiefern-*Sphagnum*-Moor	104	–	15	1661	1780

Koberg 1966). Bei Vernässung des Bodens bildet sich kein Rohhumus, sondern es tritt Vertorfung ein. Auf solchen Standorten nimmt die Produktion der Baumschicht ab und die der Moosschicht stark zu, wie aus der Tabelle 8.6 zu ersehen ist.

Genauere Untersuchungen wurden in der Südlichen Taiga von Orlov et al. (1974) durchgeführt. Die klimatischen Verhältnisse in der Taiga begünstigen die Entstehung von anaëroben Verhältnissen im Boden und die Verarmung der Böden an Nährstoffelementen. Deshalb spielen die Destruenten, von denen der Kreislauf der Elemente (insbesondere vom Stickstoff) abhängt, eine große Rolle – insbesondere gilt das für die *Bodenfauna.* Sehr wichtig sind für die Streuzersetzung die Hornmilben (Oribatiden) und Springschwänze (Collembolen), von größeren Tieren – die Käferlarven, die Vielfüßler und Regenwürmer. An Oribatiden wurden 105 Arten festgestellt, die aber in den zwei Waldtypen (myrtillosum und oxalido-dryopteridosum) keine großen Unterschiede aufweisen, sich aber quantitativ unterscheiden.

Im Piceetum myrtillosum sind 500–550 Exemplare · dm^{-2}, in den farnreichen etwa 400 Exemplare · dm^{-2} vorhanden. Fast alle kommen in der Streuschicht vor, im Boden dagegen beim Piceetum myrtillosum nur 1%, beim Piceetum dryopteridosum 3%.

Collembolen sind in der Streu vom Piceetum myrtillosum etwa 65 Exemplare pro dm^2 (davon 70% *Folsomia quadriculata*) vorhanden, im Piceetum dryopteridosum etwa 90 Exemplare pro dm^2, wobei *Folsomia* ganz fehlt, während *Mesaphora krausbaueri* und *Neanura muscorum,* die typisch für schwach-podzolige Böden sind, zahlreich auftreten.

Größer sind die Unterschiede hinsichtlich der größeren Wirbellosen: Im Piceetum myrtillosum wurden 54 Exemplare · dm^{-2} gefunden, im Piceetum dryopteridosum 73 · dm^{-2}, davon 35% Dipteren (vor allem Bibioniden = Haarmücken) und daneben Tipuliden, im Piceetum tiliosum 120 Exemplare · dm^{-2}.

Im sekundären Birkenwald sind von den 110 Exemplaren · dm^{-2} 45% Dipteren, darunter Tabaniden (Bremsen) und *Cyclorrhapa,* aber keine Tipuliden; zahlreicher sind die Regenwürmer und Diplopoden. Noch zahlreicher sind die Regenwürmer im Piceetum tiliosum, viermal mehr als im Piceetum dryopteridosum, jedoch nur kleine Arten und diese in der Streuschicht.

Im Piceetum myrtillosum entfallen 54% der Insekten auf Käferlarven, vor allem vom Schnellkäfer *Athous subfuscus,* die sich von Pilzmycelien ernähren – im entsprechenden sekundären Birkenwald ist diese Art wenig vertreten, dagegen mehr Raublarven der Dipteren (Rhagionidae) und die räuberischen Chilopoda (Vielfüßler), die sich wahrscheinlich von der großen Zahl der nicht untersuchten Klein-Wirbellosen ernähren.

Die Regenwürmer und saprophagen Tausendfüßler brauchen Laubstreu – deshalb nimmt ihre Zahl im Birkenwald zu.

Mit der Mikroflora der verschiedenen Waldtypen haben sich insbesondere Jegorova und Lavrova (1982) beschäftigt. Doch wurden die Untersuchungen im Gebiet von Moskau durchgeführt, wo die Wälder forstlich bewirtschaftet wurden und neben Fichten- auch Birken- und Lindenbestände vorkommen. Unterschiede ergeben sich vor allem in der Streuschicht der einzelnen Forsten, nicht aber in den mineralischen Bodenhorizonten, wobei die obere Streuschicht aus wenig zersetzten Pflanzenteilen sich durch eine reiche Bakterienflora auszeichnet, während in den unteren stark zersetzten Schichten die Pilze vorherrschen. Die ständig neu hinzukommende Streu wird leicht durch Bakterien mineralisiert. Besondere Aufmerksamkeit wurde der Stickstoffbindung zugewandt, durch die der Stickstoffgehalt des armen Bodens verbessert wird. Auch sie vollzieht sich vorwiegend im A_0-Horizont, wobei sie in den Fichtenwäldern mit saurem Boden viel schwächer ist als in den sekundären Birken- und Lindenwäldern mit höheren Boden-pH-Werten. Das zeigt die Tab. 8.7 für vier untersuchte Waldgebiete (I–IV):

Tab. 8.7: Stickstoffbindung im Laufe eines Tages in mg N pro kg absolut trockenen Bodens (nach YEGOROVA und LAVROVA 1982)

Gebiet	Datum	Birkenwaldboden		Lindenwaldboden		Fichtenkulturboden	
I	12. VI.	10,2	2,0	7,9	1,6	5,6	0,1
I	6. VIII.	21,0	2,5	18,9	1,9	25,7	0,7
I	16. X.	2,9	0,3	1,8	0,3	0,9	0,0
II	23. VII.	89,6	2,5	–	–	22,7	0,9
III	14. VIII.	10,3	3,4	3,3	0,6	1,1	0,1
IV	22. X.	3,6	0,5	2,9	1,6	1,7	0,1

Es kommt vor, daß die N-Bindung im aufgeforsteten Fichtenwald höher liegt, aber nur dann, wenn in den Laubwäldern vorübergehend kein frisches Laub der Streuschicht zugeführt wird. Sobald der Laubfall wieder beginnt, steigen die Werte sofort an.

Auf jeden Fall ist die N-Bindung ein wichtiger Faktor für die meist unter N-Mangel leidenden Böden.

Es liegen auch Angaben über die Stickstoff- und Phosphormengen in Fichtenwaldböden vor. Doch sagen die Zahlen sehr wenig über die Versorgung der Pflanzen mit diesen Elementen aus. Denn es kommt auf die Durchwurzelung an, ebenso wie auf die Dauer der Wurzelaktivität, die sehr stark von dem O_2-Gehalt der einzelnen Bodenschichten abhängt.

Genauere Auskunft über die Versorgung der Pflanzen mit den Nährstoffelementen erhält man nur durch die Blattanalysen. Diese ergaben einen N-Gehalt beim Piceetum oxalido-dryopteridosum von 1,31%, beim Piceetum myrtillosum von 1,10% und beim Piceetum equiseto-sphagnosum von 1,02%. Die erste Zahl entspricht einer optimalen Versorgung, die zweite zeigt eine erhebliche Unterversorgung an und die dritte eine extrem schlechte Versorgung.

Im allgemeinen zeichnet sich die boreale Zone durch schlechte Stickstoffversorgung aus. Was die wichtigen Aschenelemente (P, Mg, K) anbelangt, so spielt der Gehalt des Bodens an Korngrößen $< 0{,}01$ mm eine große Rolle, denn diese Fraktion ist reich an den wichtigen Aschenelementen, während die größeren Korngrößen meist aus SiO_2-Teilchen bestehen, also nährstoffarm sind. Der Vorrat an beweglichem Kalium ist beim Piceetum oxalido-myrtillosum 1,5 ml größer und an P_2O_5 10 mal größer als beim Piceetum myrtillosum. Im allgemeinen erlauben Bodenanalysen keine sicheren Rückschlüsse in bezug auf die Nährstoffversorgung. Bessere Ergebnisse auch bei der Kiefer und der Birke wurden mit Blattanalysen erzielt.

Bodenalgen

In den Waldböden kommen unter den Mikroorganismen auch Algen vor. Diese gehören nicht zu den Destruenten, sondern zu den Produzenten. ALEKSAKHINA (1982) fand in den Bodenproben bis 10 cm Tiefe (mit der Streuschicht) bis über 100 000 Algenzellen in 1 g Boden. Die Proben wurden Anfang Juni, im Juli-August und im September-Oktober entnommen. Dabei zeigte es sich, daß 49–62% der Arten zu den Chlorophyten gehörten, 25% zu den Xanthophyta, 7–15% zu den Cyanophyta und 4–9% zu den Bacillariophyta. In den Fichtenwäldern überwogen die Chlorophyta, in Birkenwäldern erhöhte sich die Zahl der Xanthophyta, während in den Wäldern mit Laubholzarten der größte Anteil auf die Cyanophyta und Bacillariophyta entfiel.

Die Zahl der Algenzellen hängt von der Feuchtigkeit ab. In Trockenperioden nimmt die Zahl ab, was sich besonders stark bei den Bacillariophyta – den Diatomeen oder Kieselalgen – bemerkbar macht.

Über die ökologische Bedeutung der Bodenalgen ist noch nichts bekannt.

8.6 Ökosysteme des Zonobioms VIII

8.6.1 Wettbewerbsverhältnisse in Fichtenwald-Ökosystemen

Allgemeines

Aus der borealen Nadelwaldzone Schwedens liegt ein über 600 Seiten umfassendes Werk (PERSSON, Editor 1980) vor: «Structur and function of Northern Coniferous Forests – an eco-

system study», an dem über 30 Spezialisten für die einzelnen Probleme beteiligt waren. Eingesetzt wurden, wie betont wird, nach dem Vorbild der amerikanischen Ökologen, die modernsten physikalischen und physiologischen Meßmethoden und für die Auswertung die entsprechenden neuesten, komplizierten mathematischen Verfahren.

Man ging von der Voraussetzung aus, daß Ökosysteme Systemeinheiten sind, die man nach den in der Technik üblichen Methoden als große Simulations-Modelle erfassen kann. Diese sollten Voraussagen ermöglichen über die Wirkung verschiedener Störfaktoren, wie saurer Regen, Kahlschlag usw.

Das Ergebnis der sehr aufwendigen 5jährigen Untersuchungen wird mit folgenden Worten zusammengefaßt:

«One thing we have learnt is that time is not yet ripe (if it will ever be) for the complex models we started out with».

Nur einzelne Vorgänge ließen sich genauer in einem Modell erfassen, aber nicht das Ökosystem als solches. Da das Untersuchungsobjekt verschiedenaltrige Kiefernaufforstungen waren, begnügen wir uns mit dem Hinweis auf diese Arbeit, obgleich in ihr sehr wertvolle Beiträge zum Mikroklima, den Wasserhaushalt, die CO_2-Assimilation, die Wurzeltätigkeit, die Nährstoffverwendung und die Abbauprozesse enthalten sind. Doch unsere Aufgabe besteht in erster Linie in der Darstellung ökologischer Synthesen und der Erfassung des komplizierten durch den Wettbewerb bedingten Wirkungsgefüges natürlicher Wälder.

In dieser Beziehung liegt erstmalig eine sehr eingehende 15jährige Untersuchung aus einem noch ganz ursprünglichen Nadelwaldgebiet der südwestlichen Waldai-Höhen in 230–270 m NN (56°26′ - 56°39′ N und 32°39′ bis 31°00′ E) vor (Karpov 1983). Die Untersuchungen wurden von einem Team unter einer einheitlichen Führung durchgeführt. Das Werk umfaßt über 300 Seiten. Wir können die Ergebnisse nur in knapper Form besprechen, bringen jedoch ⅔ der beigefügten Abbildungen.

Lage und Geschichte der Waldbestände des Zentralen Waldschutzgebiets

Die Waldbestände liegen auf der flachen Wolga-Düna (westl. Dwina)-Wasserscheide auf den südwestlichen Waldai-Höhen westlich von Rzhev in 230–270 m NN. Das Relief ist schwach hügelig. Es handelt sich um ein altes, aus Kalkstein (Serpuchow-Schichten) aufgebautes Plateau, das von pleistozänen Ablagerungen überdeckt wurde. Letztere bestehen aus kalkreicher Grundmoräne, die durch Bändertone von den oberen Anlehmen und 0.5–2 m mächtigen Sanden getrennt ist.

Das Gebiet war nicht von den Gletschern der letzten Glazialzeit überdeckt, im Alleroed vor 12–11 Tausend Jahren herrschte bereits die Fichte *(Picea abies)* vor. Die darauf folgenden Klimaveränderungen beeinflußten die Vegetationsausbildung. Die Pollenanalyse ergab während des Atlanticums vor 7700–4500 Jahren ein Vorherrschen von Laubwäldern mit *Tilia, Ulmus, Acer platanoides* und *Fraxinus* sowie Fichten-Laubwälder. Auffallend ist, daß die Eiche *(Quercus robur)* erst im Subboreal erschien. In dem folgenden kühleren Subatlanticum breitete sich die Fichte immer mehr aus und erreichte auf bestimmten Biotopen mit Ausnahme der am stärksten vernässten Moore die Vorherrschaft, bis sich das heutige Gleichgewicht einstellte. Die Waldbestände blieben von Menschen unbeeinflußt, adventive Arten fehlen. Allerdings wurden einige Windwurfflächen freigeschlagen, so daß man auf diesen Sekundärsukzessionen beobachten konnte.

Klimatische Verhältnisse und Böden

Das Klima ist gemäßigt humid und wird durch die regenbringenden atlantischen Luftmassen einerseits und die arktischen Kälteeinbrüche andererseits bestimmt. Es treten starke Witterungsschwankungen auf. Das Klimadiagramm (Abb. 8.6.1 rechts unten) zeigt die mittleren Verhältnisse mit einem Jahresniederschlag von 640 mm, das Klimatogramm für die Jahre 1970–1979 die Abweichungen in einzelnen Jahren. Es gab Jahre mit nur 350 mm, aber auch solche mit bis zu 1200 mm. In trockenen Jahren (1970–72, 1975, 1979) machen sich Trockenperioden in den Monaten Mai bis September bemerkbar. Die Jahresniederschläge sind höher als die jährliche Evaporation. Die schweren Böden neigen bei schlechter Dränage zur Versumpfung. Die großen Senken sind ausgefüllt mit bis 7 m mächtigen pleistozänen und postglazialen Seen-, Sumpf- und Torfablagerungen. In ebenen Lagen herrschen stark podzolige, torfige oder torfig-podzolige Gleyböden vor. Nur bei besserer Dränage sind die Bodenverhältnisse günstiger. Deswegen wird die Vegetation sehr stark durch das Relief bestimmt (vgl. auch p. 383–387 mit den phänologischen Spektren).

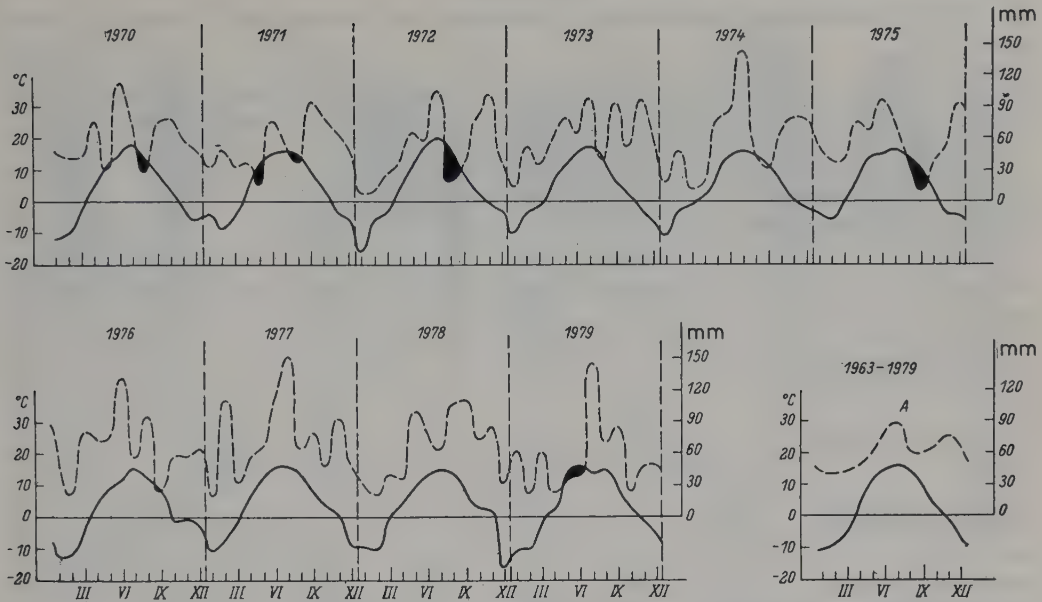


Abb. 8.6.1: Klimatogramm für die Versuchsjahre 1970–1979 und das Klimadiagramm (1963–1979) im Zentralen Waldnaturschutzgebiet. Gestrichelt = Niederschläge, ausgezogene Linie = Temperatur. Da diese Kurven im Maßstab 10 °C = 30 mm gezeichnet wurden, sind die schwarzen Flächen keine Dürreperioden, sondern Trockenperioden, die auf dem Klimadiagramm (Mittel aus 17 Jahren) nicht hervortreten.

Vegetationsverhältnisse

Es werden folgende Vegetationsgruppen mit Untergruppen unterschieden:

1. Gruppe: Piceeta nemoraliosa auf den günstigeren Böden
   1) Untergruppe: Piceeta tiliosa
   2) Untergruppe: Piceeta oxalido-nemoraliosa
2. Gruppe: Piceeta hylocomiosa, Böden mit stärkerer Podzolierung
   1) Untergruppe: Piceeta oxalidosa
   2) Untergruppe: Piceeta myrtillosa
   3) Untergruppe: Piceeta sphagno-myrtillosa
3. Gruppe: Piceeta sphagnosa, auf Torfböden
   1) Untergruppe: Piceeta carico-sphagnosa
4. Gruppe: Piceeta herbo-uliginosa, bei hohem fließenden Grundwasser
   1) Untergruppe: Piceeta glutinoso-filipendulosa (mit *Alnus glutinosa*)
   2) Untergruppe: Piceeta herbo-dryopteriosa.

Insgesamt werden 18 Assoziationen aufgestellt.

Die Merkmale der optimalen Bestände sind in Tabelle 8.8A zusammengefaßt.

Die Piceeta tiliosa, also Mischwälder auf den günstigsten Böden, die bereits dem Zono-Ökoton VI/VIII entsprechen, findet man nicht auf ebenen Flächen, die vernäßt sind, sondern auf gut dränierten unteren Hängen der vielen Tälchen dort, wo die kalkreiche Moräne in geringer Tiefe ansteht. Hier bildet die Fichte, die stärkeres Höhenwachstum besitzt, die obere Baumschicht, während die 16–17 m hohen Laubhölzer zur zweiten Baumschicht und zum Unterwuchs gehören. In der Krautschicht dieser Wälder wachsen nemorale Arten mit hohen N-Ansprüchen *(Pulmonaria obscura, Asperula odorata, Carex digitata, Asarum europaeum, Festuca altissima, Ajuga reptans, Hepatica nobilis, Milium effusum)* u. a.

Die weiteste Verbreitung (etwa 40–50% der Fläche) haben die Piceeta hylocomiosa, die der zonalen Vegetation des südlichen Subzonobioms der borealen Nadelwälder (Zonobiom VIII) entsprechen. In der Krautschicht dieser Wälder sind bezeichnend: *Oxalis acetosella, Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Moneses (Pyrola) uniflora, Trientalis europaea, Linnaea borealis, Solidago virgaurea* u. a.

In den stärker vernäßten Piceeta sphagnosa findet man am Boden *Sphagnum girgensohnii, S. magellanicum, S. squarrosum* mit den Zwergsträuchern *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Chamaedaphne calyculata* sowie *Carex globularis, C. brunnescens, Eriophorum vaginatum* u. a.

Tab. 8.8A: Merkmale und Kennzahlen optimaler Bestände auf den Versuchsflächen. I obere und II untere Baumschicht

Baumart	Baumschicht	Alter (Jahre)	Zahl der Stämme pro ha	Basalfläche $m^2 \cdot ha^{-1}$	Deckung	Holzmasse m^3	Mittlere Höhe in m	Mittlerer Durchmesser in cm
Piceetum myrtillo-sphagnosum								
Picea	I	80–240	1017	27,2	0,87	261	19,3	18,5
Betula alba	I	60–108	133	4,5	0,16	45	21,8	20,7
Summe			1150	31,7	1,03	306		
Piceetum oxalido-myrtillosum								
Picea	I	60–190	634	33,9	0,90	422	24,7	26,1
Betula alba u. *B. pendula*	I	80–120	29	1,5	0,05	18	25,8	25,7
Summe			663	35,4	0,95	440		
Piceetum oxalidosum								
Picea	I	60–230	977	31,9	0,95	377	23,6	25,6
Betula alba u. *pendula*	I	60–90	30	1,0	0,05	11	23,8	21,7
Populus tremula	I	70	18	0,5	0,02	4	24,7	22,8
Summe			1025	33,4	1,02	392		
Piceetum asperulo-tiliosum								
Picea	I	70–230	331	21,4	0,62	293	26,3	28,7
Betula alba u. *pend.*	I	80–120	10	1,1	0,04	16	31,1	37,1
Populus tremula	I	100	42	4,7	0,14	76	37,8	37,8
Tilia	II	–	3	–	–	–	17,1	18,0
Acer platanoides	II	–	4	–	–	–	18,0	19,5
Ulmus	II	–	5	–	–	–	19,5	18,5
Quercus	II	–	1	–	–	–	15,5	16,0
Summe			396	27,2	0,80	385		

Die 4. Gruppe wird gekennzeichnet durch das Vorherrschen von *Filipendula denudata, Aconitum septentrionale, Cinna latifolia,* die Farne *Athyrium filix-femina, Dryopteris carthusianorum* u. a. Somit weist die Vegetation in diesem Gebiet vorwiegend den Charakter der borealen Wälder des Zonobioms VIII auf.

Für das Piceetum oxalidosum ist das Vorkommen von *Stellaria holostea* und *Lamiastrum galeobdolon* bezeichnend. Die Böden sind schwach humös und mittel-podzolig mit Gleyspuren.

Die Profile und Grundrisse des Piceetum sphagno-myrtillosum und P. oxalidosum zeigen die Abb. 8.6.2 a und b, für das P. asperulo-tiliosum die Abb. 8.6.2 c.

Auf den Abb. 8.6.3 und 8.6.4 wird ein typisches P. myrtillosum und ein stark versumpfter Bestand mit Seggen und Torfmoos gezeigt.

Die Florenliste für die 4 Assoziationen bringt Tab. 8.8B.

Das Standortsklima der Fichtenbestände geht aus Tab. 8.9 hervor.

Die Wasserverhältnisse im Boden und einige weitere Angaben enthält Tab. 8.10.

Im Optimum der natürlichen Verbreitungsgebiete der Fichte herrschen folgende Klimafaktoren: Mittlere Jahrestemperatur 3–7 °C, die der Vegetationszeit 13,2–14,8 °C; Dauer der Vegetationszeit 120–140 Tage, Niederschläge während der Vegetationszeit 430–550 mm.

Das entspricht den Verhältnissen im Naturschutzgebiet, aber die Schwankungen sind groß, was die Laubwälder begünstigt. Ungünstig sind für die Fichte 1) die Jahre mit Trockenperioden, 2) die mit zu hohen Niederschlägen und infolgedessen mit Versumpfung.

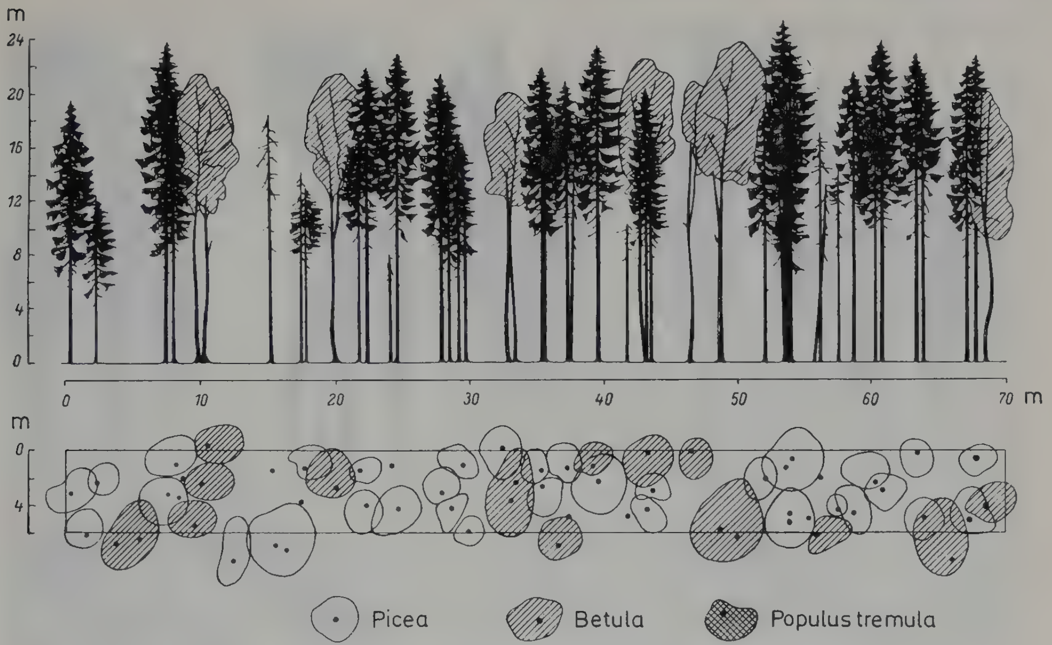


Abb. 8.6.2: Profil und Projektion der Baumkronen von den untersuchten Beständen:
Abb. 2a: Piceetum-sphagno-myrtillosum.

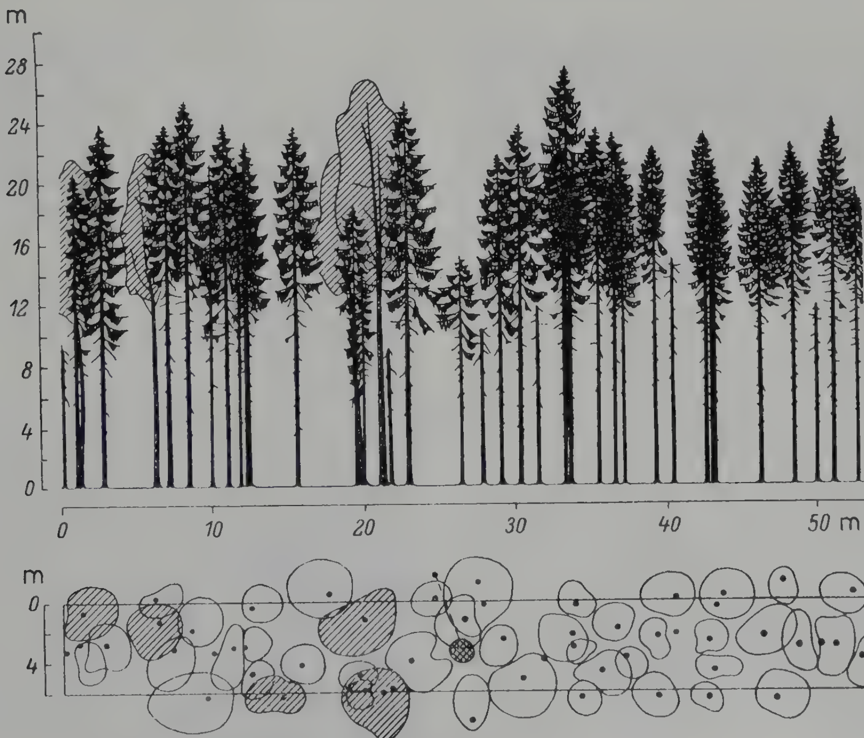


Abb. 2b: Wie Abb. 2a, aber für das Piceetum oxalidosum.



Abb. 2c: wie Abb. 2a, aber für das Piceetum asperulo-tiliosum (die untere Baumschicht mit Laubhölzern ist weggelassen). Die Böden sind Moder-Podzole mit einem wenig mächtigen Humushorizont.

Tab. 8.8B: Floristische Zusammensetzung des Unterwuchses der 4 verschiedenen Versuchsflächen: ① Piceetum myrtillo-sphagnosum, ② P. oxalido-myrtillosum, ③ P. oxalidosum und ④ P. asperulo-tiliosum. Mengenangaben nach 5teiliger Skala und +

Pflanzenarten	①	②	③	④
Untere Baum- und Strauchschicht				
Sorbus aucuparia	+	3	+	+
Rubus idaeus	+	+	+	+
Tilia cordata				3
Acer platanoides				3
Ulmus scabra				+
Corylus avellana		+		1
Frangula alnus		+		+
Lonicera xylosteum				+
Viburnum opulus				+
Salix caprea				+
Ribes nigrum				+
Deckung in %	>5	>10	>5	75
Kraut-, Zwergstrauchschicht				
Vaccinium myrtillus	3	1	1	+
V. vitis-idaea	1	+	+	
Carex globularis	+			
Goodyera repens	+	+	+	
Oxalis acetosella		2	3	2

Pflanzenarten	①	②	③	④
Maianthemum bifolium		1	1	1
Luzula pilosa		1	1	1
Trientalis europaea		+	+	+
Linnaea borealis		+		+
Lycopodium annotinum		+	+	+
Dryopteris dilatata		1	1	1
Thelypteris phegopteris		+		1
Gymnocarpium dryopt.		+	+	1
Equisetum sylvaticum		+	+	1
Orthilia secunda		+		
Rubus saxatilis		+		1
Solidago virgaurea		+		+
Fragaria vesca		+		+
Calamagrostis arund.		+		+
Dryopteris carthusiana		+	+	
Athyrium filix-femina				1
Stellaria holostea		+		2
Pulmonaria obscura		+		1
Lamium galeobdolon		+		1
Asperula odorata				1
Milium effusum				1
Hepatica nobilis				+
Anemone nemorosa				+
Festuca altissima				+
Asarum europaeum				+
Mercurialis perennis				+

Pflanzenarten	①	②	③	④
Aegopodium pod.				+
Paris quadrifolia				+
Polygonatum mult.				+
Cinna latifolia				+
Matteuccia struth.				+
Cirsium oleraceum				+
Geum rivale				+
Adoxa moschatellina				+
Crepis paludosa				+
Angelica sylvestris				+
Circaea alpina				+
Juncus effusus				+
Deckung in %	35–40	45	60–70	65–70
Moosschicht				
Sphagnum girgensohnii	4	1	+	+
S. magellanicum	2		+	–
Pleurozium schreberi	1	1		1
Hylocomium splendens	1	1	1	+
Dicranum scoparium	+	1	+	+
Polytrichum commune	1	1	1	–
Plagiothecium curvifol.	+	–	+	+
P. laetum	+		+	+
Brachythecium curtum	+			+
Mnium cuspidatum	+		+	+
M. punctatum	+	+	+	+
M. stellare	+		+	+
M. rugicum			+	+
Plagiochila asplenioides	+	+		+
Rhodobryum roseum			+	+
Ptilium crista-castrensis				+
Cirriphyllum piliferum			+	+
Polytrichum formosum				+
Climacium dendroides				+
Deckung in %	70–75	35–40	50–60	15–20

Über die Lichtabsorption gibt die Tabelle 8.11 Auskunft:

Wie sich die photosynthetisch aktive Strahlung mit der Höhe im Bestand ändert, zeigt Abb. 8.6.5. Die untere Grenze des Lichtgenusses für die Fichtennadeln liegt bei 12–13% des Tageslichts. Am Boden beträgt die Beleuchtung nur 2–4% und beim nemoralen Typ kaum 1–2% des Tageslichts.

Abb. 8.6.6 gibt die Produktionsverhältnisse im Piceetum oxalido-myrtillosum (A) und P. sphagno-myrtillosum (B) wieder. Diese Abbildung zeigt, daß der Lichtfaktor bei A und B keine großen Unterschiede aufweist, denn die Nadeln sind an den hohen Stämmen ähnlich verteilt. Dagegen sind die dünnen Wurzeln (bei B) (vgl. 11–13) an Masse zweimal größer als bei A und die Saugwurzel 1,5mal größer (schlechte Durchlüftung des Bodens), wobei sie nur in 0–14 cm Tiefe ausgebildet sind (bei A in 0–30 cm). Infolgedessen ist die Reduktion der Phytomasse und der Primärproduktion weniger groß, als erwartet, vor allem, wenn man die geringere Aktivität der Destruenten bei B und infolgedessen auch den langsameren Kreislauf bei B berücksichtigt.

Altersaufbau der Bestände

Die Analyse des Altersaufbaus der Fichtenbestände gibt die Möglichkeit, die Dynamik der Verjüngung natürlicher Wälder zu klären. Unterschieden werden 3 Altersgruppen (Abb. 8.6.7): 1) Sämlinge und Juvenile (0–10 Jahre), 2) die Gruppe, aus denen der Unterwuchs be-

Tab. 8.9: Klimadaten für Fichtenbestände

Klimaelemente	Langjährige Jahresmittel	Extremwerte
Photosynthetisch aktive Strahlung während der Vegetationszeit (V–IX) in kcal · cm^{-2}	30,1	
Jahrestemperatur in °C	3,7	2,2–5,1
Temperatur der Vegetationszeit (V–IX) in °C	14,8	13,0–16,4
Jahresniederschlag in mm	640	384–1200
Niederschläge während der Vegetationszeit in mm	320	132–449
Wasserdefizit der Luft während der Vegetationszeit in mbar	5,6	3,4–9,7
Relative Feuchtigkeit während der Vegetationszeit in %	79,5	40–96
Dauer der Frostzeit in Tagen	128	88–167
Absolutes Minimum der Temperatur in °C	−50	
Absolutes Maximum der Temperatur in °C	38	
Temperatursumme der Tagesmittel > 0 °C	2346	
Temperatursumme der Tagesmittel > 5 °C	2232	
Temperatursumme der Tagesmittel > 10 °C	1884	

Tab. 8.10: Veränderungen der Bodeneigenschaften in: I Piceetum myrtillo-sphagnosum, II Piceetum oxalido-myrtillosum und III Piceetum asperulo-tiliosum (÷ = bis).

	I	II	III
Schwankungen der Tiefe (in cm) des Grundwasserspiegels	(+2) ÷ 120	4 ÷ > 150	2 ÷ > 150
Dauer (in Tagen) des Grundwasserstandes in einer Tiefe von 10 cm	0 ÷ 30	0 ÷ 8	0 ÷ 9
Dauer (in Tagen) des Grundwasserstandes in einer Tiefe von 20 cm	0 ÷ 84	0 ÷ 36	0 ÷ 38
Sauerstoffgehalt im Bodenwasser in mg · l^{-1}	0,1 ÷ 3,2	2,6 ÷ 7,5	–
Wasservorrat in mm*	16 ÷ 148	44 ÷ 154	50 ÷ 156
Wasserpotential (in bar) der Bodenerhebungen und in der oberen Streuschicht	0 ÷ −15**	0 ÷ −20**	0 ÷ −15**
Gehalt an Ammonium-Stickstoff in kg · ha^{-1}	0,5 ÷ 9,9	16,4 ÷ 41,0	26,7 ÷ 58,3
pH-Wert des Bodens	3,0 ÷ 3,6	3,9 ÷ 4,1	4,2 ÷ 5,5

* im durchwurzelten Boden: bei I im Bodenhorizont 0–20 cm, bei II und III 0–30 cm (+ 2) = 2 cm über dem Boden.

** auf kleinen Erhebungen des Nanoreliefs.



Abb. 8.6.3: Piceetum myrtillosum (Foto KARPOV).



Abb. 8.6.4: Piceetum myrtillo-carico-sphagnosum (Foto KARPOV).

steht (10–60 Jahre, in dichten Mischbeständen bis über 200 Jahre alte), 3) die Gruppe des Altholzes in der obersten Baumschicht.

Die Kurven zeigen, daß die Verjüngung der dominierenden Baumschicht wellenförmig verläuft (vgl. Bd. 1, p. 134). Das ist besonders deutlich bei den Mischbeständen, in denen periodisch Windbrüche erfolgen. Besonders unstabile Verhältnisse herrschen unter den Sämlingen (bis 10–15 Jahre alte), die der Ungunst der Standortsbedingungen in einzelnen Jahren und der zwischenartlichen Konkurrenz, vor allem der Moose, aber auch der Kräuter und Sträucher, ausgesetzt sind. Ganze Generationen fallen aus. Das ist ein Zeichen für die Absättigung der Bestände. Selbst für den Jungwuchs der Bestandsarten ist es schwer, Fuß zu fassen. Bei den Mischbeständen gelingt auch der Übergang aus dem Unterwuchs (der hauptsächlich aus Laubholzarten besteht) in die obere dominante

Tab. 8.11: Absorption der photosynthetisch wirksamen Strahlung während der Vegetationszeit mit Tagesmitteln >5 °C

Waldbestände		P. myrtillo-sphagnosum		P. oxalidosum		P. asperulo-tiliosum	
Waldschichten		kcal	%	kcal	%	kcal	%
Baumschicht	*Picea abies*	25,0	83,0	24,1	80,0	22,6	75,0
	Betula spp.	2,1	7,0	1,2	4,0	0,3	1,0
	Populus tremula	–	< 1,0	–	< 1,0	1,2	4,0
	Insgesamt	27,1	90,0	25,3	84,0	24,1	80,0
Unterwuchs	Jungwuchs	0,0	0,0	0,2	0,6	4,8	16,0
	Zwergsträucher	0,9	3,0	1,0	3,4	0,0	0,0
	Kräuter	–	> 1,0	2,7	9,0	0,9	3,0
	Insgesamt	0,9	> 3,0	3,7	12,4	0,9	3,0
Moosschicht	Laubmoose	0,6	2,0	0,6	2,0	0,3	1,0
	Sphagnum spp.	1,5	5,0	0,3	1,0	0,0	0,0
	Insgesamt	2,1	7,0	0,9	3,0	0,3	1,0

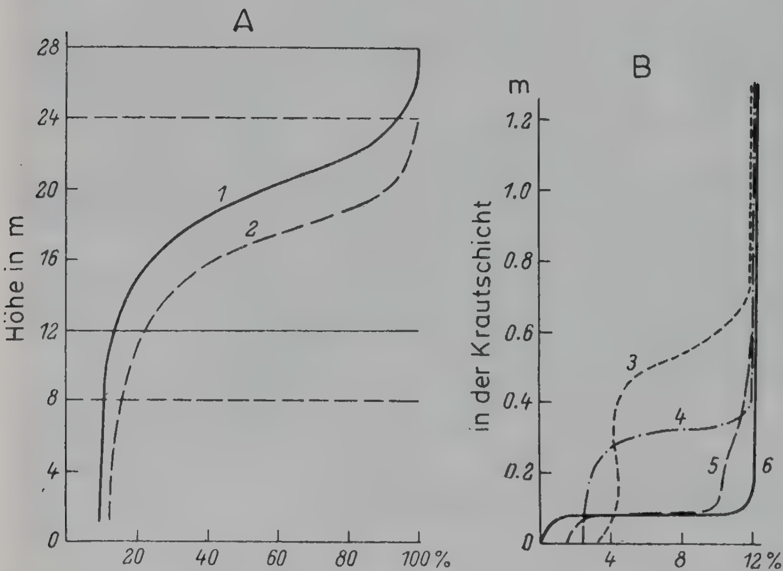


Abb. 8.6.5: Änderung der photosynthetisch aktiven Strahlung in vertikaler Richtung innerhalb des Stammraumes (A) und innerhalb der Krautschicht (B). 1 Piceetum oxalidosum, 2 Pic. myrtillo-sphagnosum, 3 innerhalb des *Dryopteris austriacus*-Bestandes, 4 im *Vaccinium myrtillus*-Bestand, 5 im *Oxalis*-Bestand, 6 innerhalb der *Sphagnum girgensohnii*-Moosschicht.

Baumschicht nur wenigen Fichten, wahrscheinlich vor allem erst nach Windbruch.

In den Jahren 1966–1980 wurde das Schicksal der Sämlinge verfolgt. Die Zahl der keimfähigen Fichtensamen, die jährlich auf den Boden fällt, beläuft sich auf viele Zehner-Millionen pro ha, aber die Zahl der Keimlinge beträgt von diesen nur einige zehntel- oder hundertstel%. Denn sie müssen alle Widerstände von Seiten der Umweltfaktoren überwinden. In den 15 Untersuchungsjahren konnte man 4 Keimlingswellen unterscheiden (Abb. 8.6.8) und zwar gleichzeitig in den 3 natürlichen und großflächig in der borealen Zone verbreiteten Waldtypen. Sie müssen also witterungsbedingt gewesen sein, wobei bei den drei letzten das weitere Schicksal quantitativ auf Probeflächen festgehalten wurde.

Die Massenkeimung der Fichtensamen erfolgte in der zweiten Hälfte des Juni und im Juli. Aber die Zahl der Keimlinge pro Hektar und ihr weiteres Schicksal unterscheidet sich bei den

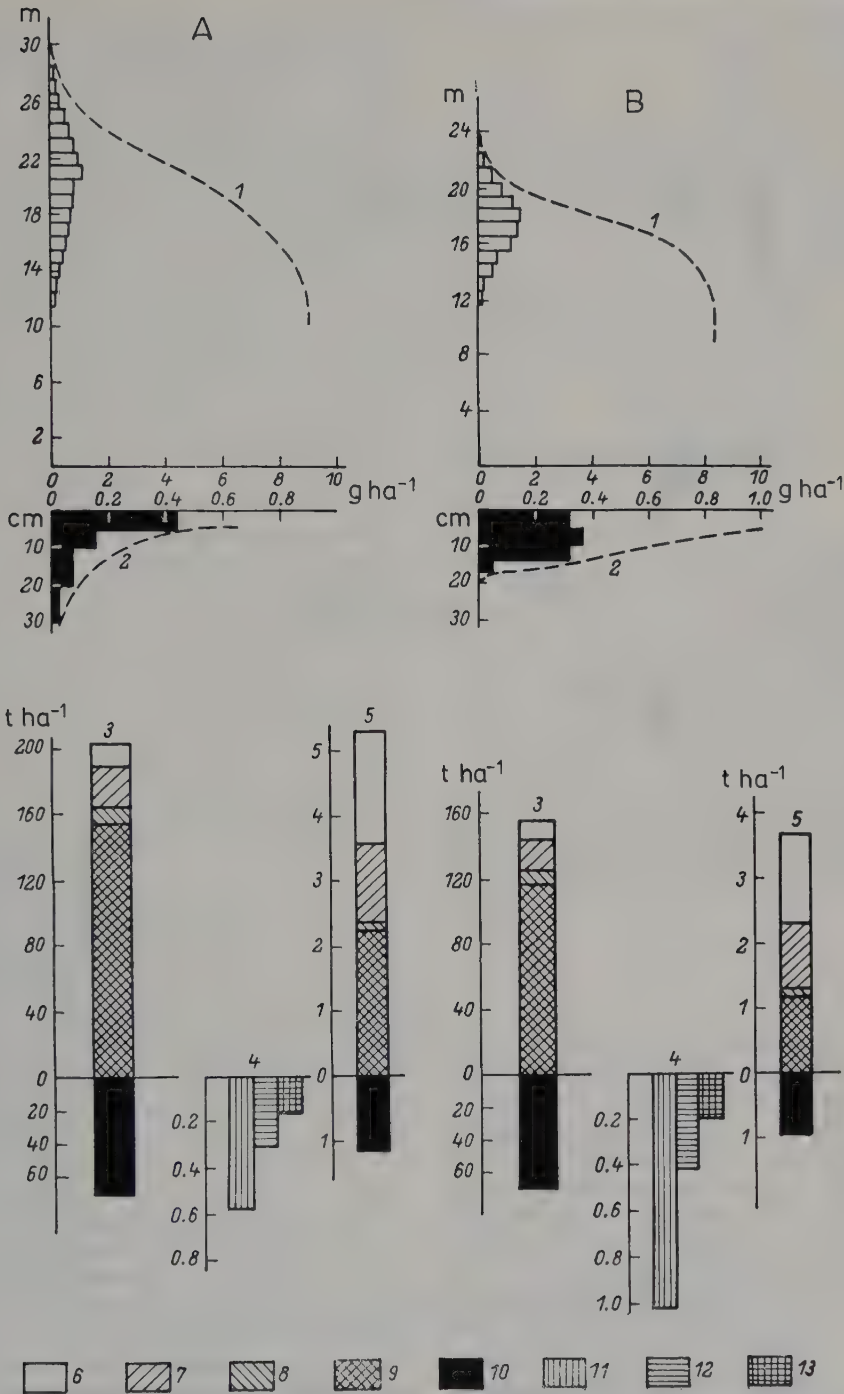


Abb. 8.6.6: Die Phytomasseverteilung im Piceetum oxalido-myrtillosum (A) und des P. sphagno-myrtillosum (B). 1 Blattflächenindex (ha · ha^{-1}), 2 die Oberfläche der Saugwurzel ha · ha^{-1}, 3 die gesamte Phytomasse und 4 die der Wurzeln (> 0,6 cm) in t · ha^{-1}, 5 die jährliche Primärproduktion (t · ha^{-1}) und zwar auch der einzelnen Teile, 6 Nadeln, 7 Zweige, 8 Wurzeln, 9 Holz, 10 Skelettwurzeln, 11 Wurzeln (> 0,6 cm), 12 Saugwurzeln, 13 aktive Wurzeln.

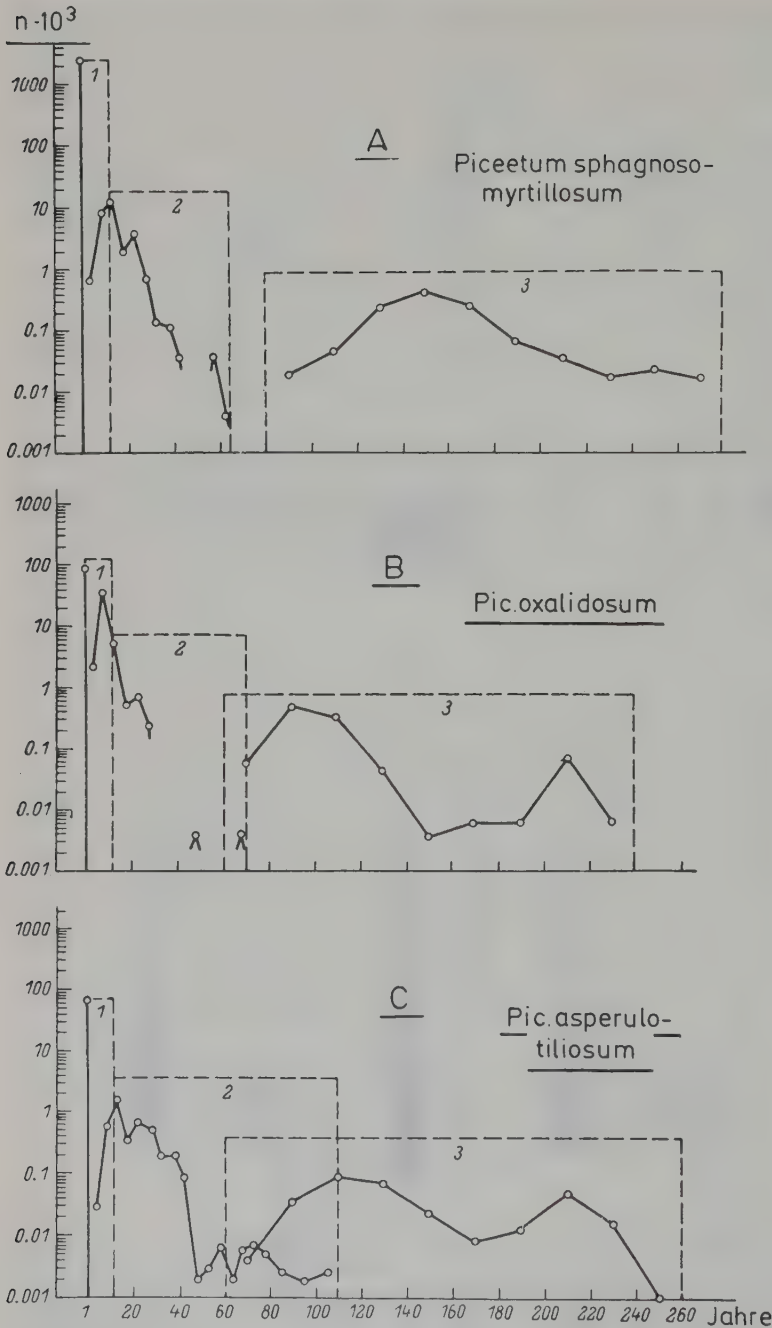


Abb. 8.6.7: Zahlenmäßige Angaben über den Altersaufbau des Piceetum myrtillo-sphagnosum (A), des P. oxalidosum (B) und des Pic. asperulo-tiliosum (C); 1 Keimlinge und juvenile, 2 ältere Generation des Unterwuchses, 3 Hochstämme, Vertikal gestrichelt – Altersgrenzen, horizontal gestrichelt – Summe der Individuen im Rechteck. Ordinate logarithmisch: Anzahl in Tausenden = n · 10^3.

einzelnen Waldtypen (Abb. 8.6.8). Die Zahl der Fichtenkeimlinge ist bei den Mischbeständen am geringsten (die Laubstreu ist ein ungünstiges Keimbett). Bei anderen Beständen war das Maximum in verschiedenen Jahren ungleich, was wohl durch das Mikroklima am Boden bedingt wird. 1974 war es zur Keimzeit sehr regnerisch, das Piceetum myrtillo-sphagnosum war vernäßt, 1979 war es sonnig und die Moosoberfläche feucht und warm, während sie beim Oxalidosum-Typus zeitweise austrocknete. Die Überlebensmöglichkeit hängt stets von vielen Faktoren

ab, wie Feuchtigkeit und Durchlüftung der Streuschicht, sowie Befall durch Bodentiere und Mikroorganismen oder Konkurrenz der Zwergsträucher, der Kräuter sowie der Moose. In der artenarmen *Sphagnum*-Moosschicht sterben in 1 Jahr nur 20–30% der Keimlinge ab, in der artenreicheren Krautschicht der anderen Waldtypen dagegen 70–80%. Aber im zweiten Jahr sind die Verluste infolge des Überwachsens durch *Sphagnum* besonders groß. Für das weitere Überleben der Jungpflanzen ist vor allem die gleichmäßige Feuchtigkeit der obersten Bodenschicht von Bedeutung, z. B. bei in Zersetzung begriffenen Baumstümpfen und toten, liegenden Baumstämmen, wo die Keimlinge auch vor Konkurrenz geschützt sind. Auch dichte *Oxalis*-Bestände sind günstig.

Im Unterwuchs nimmt die Zahl der Stämme mit dem Alter rasch ab, so daß auf sie schließlich nur 0,1–1% der gesamten Stammzahl entfällt (Abb. 8.6.9). Dadurch entsteht eine Lücke zwischen den Reserven im Unterwuchs und dem eigentlichen Altbestand. Nur in Mischbeständen erreicht die Fichte im Unterwuchs ein Alter von über 100 Jahren. Berechnungen zeigten, daß beim oxalidosum-Typus im Unterwuchs alle 5 Jahre 25% der Stämme absterben, im sphagnosum-Typus nur 14% und im Mischwald nur 5%. Dabei kommt im Unterwuchs eine Konzentration der Fichtenstämme in günstigen Nischen zustande.

Was die Veränderung der Verteilung des Baumbestandes der oberen Baumschicht nach Stammdicken-Klassen anbelangt, so machen sich Fluktuationen in Abhängigkeit von längeren Witterungsperioden bemerkbar. Die Jahre 1972–1976 waren relativ trocken und die Wasserversorgung der oberen Baumschicht war angespannt, was den innerartlichen Wettbewerb in Wäldern mit dichtem Baumbestand erheblich verstärkte, so daß gerade unter den dominierenden Stammdicken-Klassen erhebliche Verluste auftraten, was in den folgenden Jahren 1976–1980 nicht der Fall war. Dadurch verlagerte sich das Maximum der Variationskurve deutlich von der linken Seite zu der rechten, d. h. zu den Bäumen mit dickeren Stämmen. Bei dem lichten Fichtenstand in den Mischwäldern war das nicht der Fall, sie waren gegenüber den Witterungsschwankungen stabiler und die flache Form der Variationskurve blieb fast unverändert.

Allerdings verhielten sich andere Probeflächen des Piceetum oxalido-myrtillosum mit einem nicht so dichten Stand nicht in derselben Weise

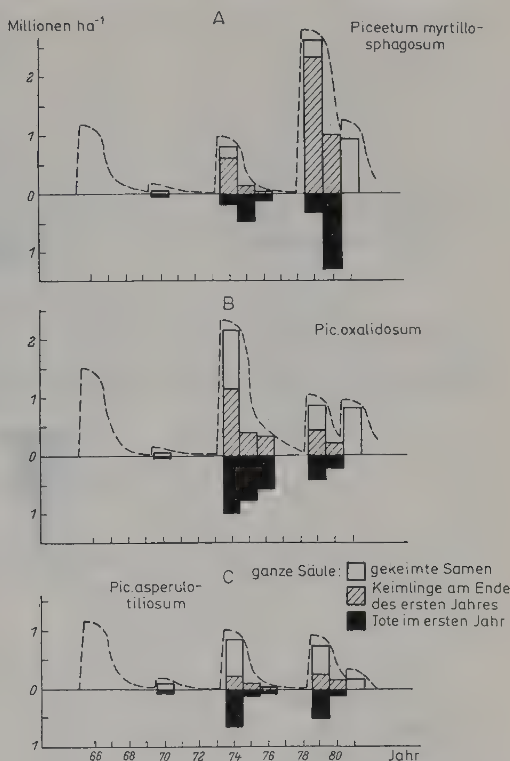


Abb. 8.6.8: Maximale Anzahl der Keimlinge (in Millionen · ha^{-1}) für die Jahre 1965–1982 im Piceetum myrtillo-sphagnosum (A), P. oxalidosum (B) und P. asperulo-tiliosum (C). Gestrichelt die Populations-Wellen, wobei nur die letzten drei genauer untersucht wurden.

(Abb. 8.6.10); bei ihnen blieb die Variationskurve ziemlich unverändert, obgleich auch dort die Verluste in trockenen Jahren 140 Bäume pro Hektar betrugen. Man kann somit nicht von einer typischen Struktur der natürlichen Wälder sprechen, vielmehr sind auch sie dauernden Schwankungen unterworfen, die nur in bewirtschafteten Forsten, durch entsprechende Pflegehiebe zur Ausschaltung einer starken innerartlichen Konkurrenz und zur Erhaltung einer konstanten Struktur der möglichst gleichaltrigen Bestände ausgeschaltet werden. Die Natur ist stets dynamisch, paßt sich dauernd an die veränderliche Umwelt an und kennt keine stabilen Strukturen, wie sie der Forstmann in seinen künstlichen Forsten anstrebt, um seine Planwirtschaft zu erhalten, was nur im steten Kampf gegen die Natur erreichbar ist.

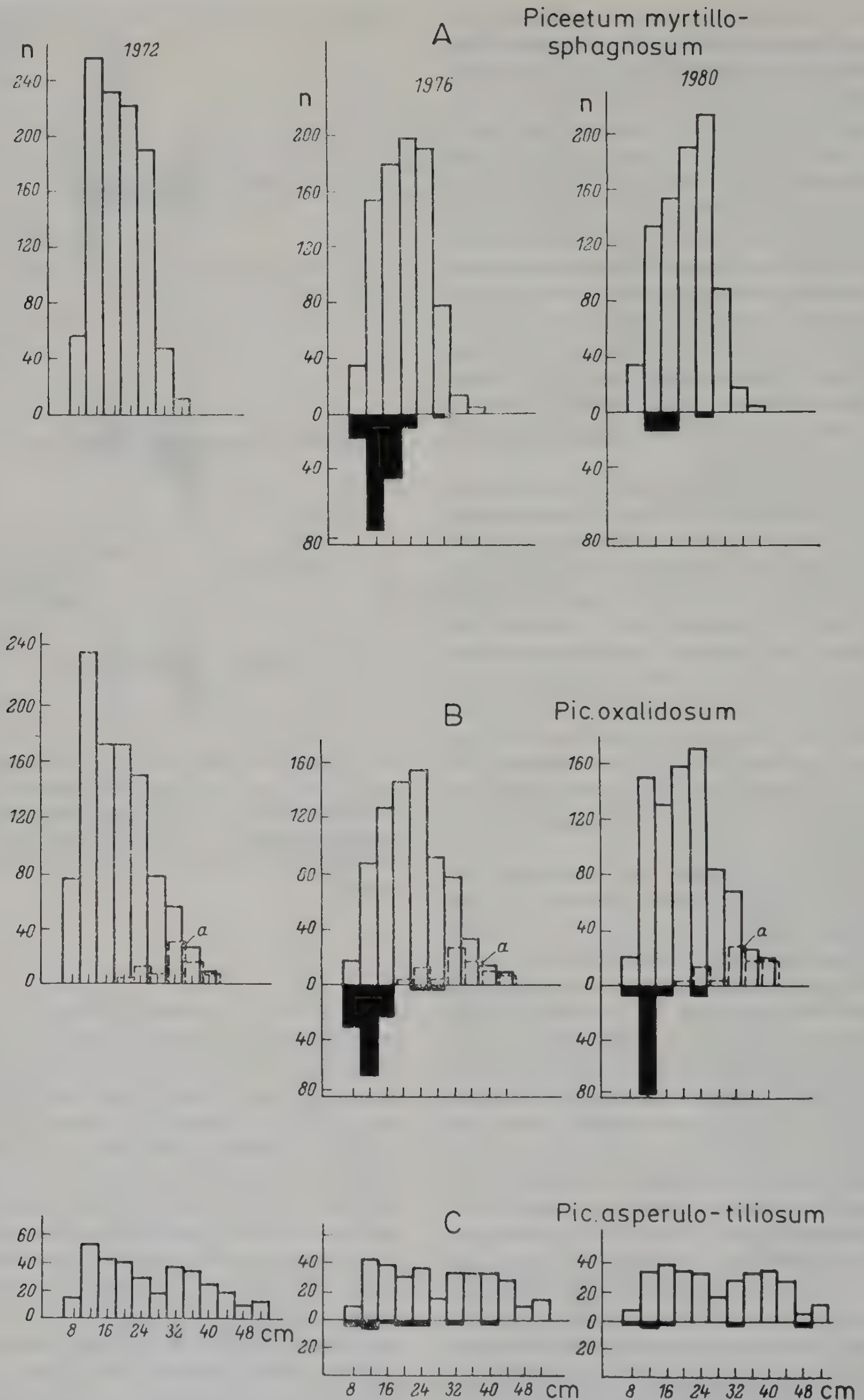


Abb. 8.6.9: Verteilung der Baumstämme im Baumunterwuchs ($n \cdot ha^{-1}$) auf die verschiedenen Stammdicken-Klassen (Abszisse in cm) und die Zahl der toten Stämme (schwarz): A = des Piceetum myrtillo-sphagnosum, B = des P. oxalidosum und C = des P. asperulo-tilietosum. a = Stämme über 160 Jahre alt.

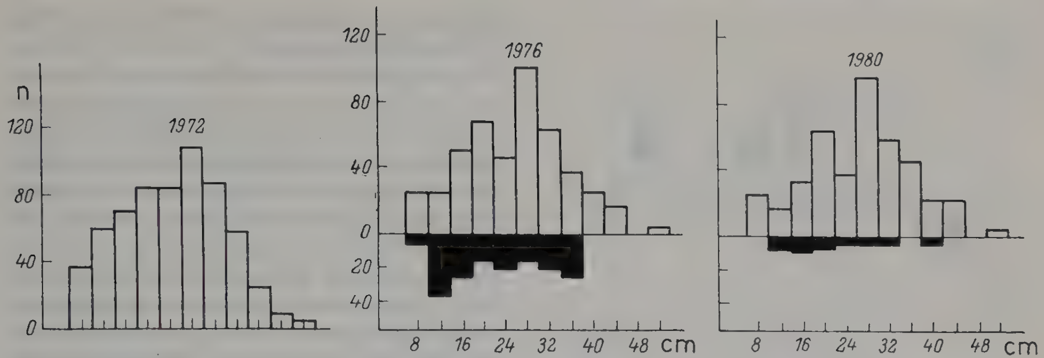


Abb. 8.6.10: Dasselbe wie bei Abb. 9, aber für das Piceetum oxalido-myrtillosum in den Jahren 1972, 1976 und 1980, das sich anders verhielt.

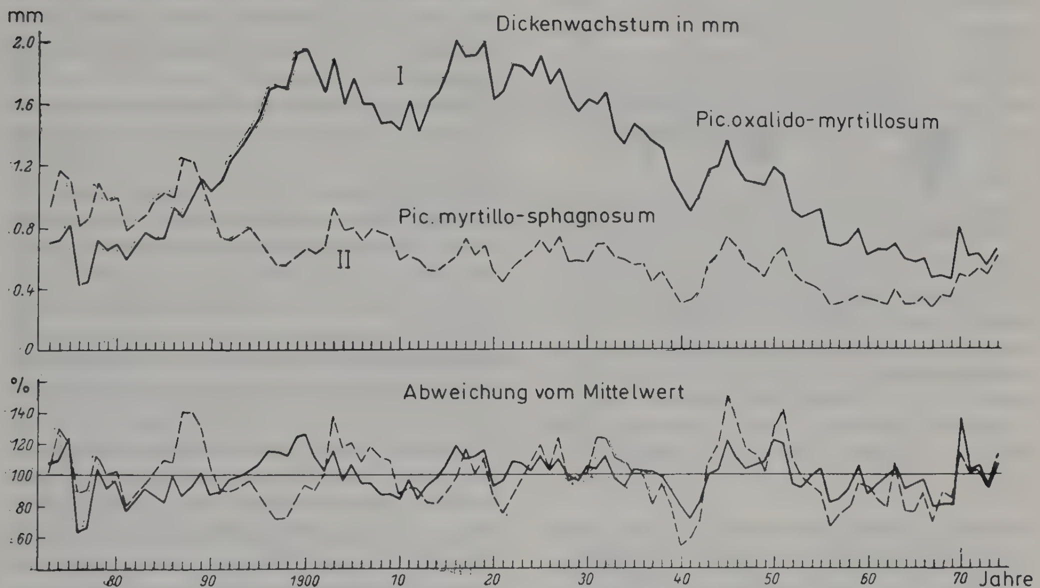


Abb. 8.6.11: Jährliche Veränderungen des Dickenzuwachses (I) bei den Stämmen eines Piceetum oxalido-myrtillosum (ausgezogene Linie) und (II) eines P. myrtillo-sphagnosum (gestrichelte Linie). Oben Zuwachs in mm, unten Abweichung des Zuwachses vom Mittelwert in %.

Die den Wuchs und die Struktur der Fichtenbestände beeinflussenden Faktoren

Bevor Karpov auf die einzelnen Faktoren eingeht, wird eine Analyse der Zuwachskurve für das Jahrhundert 1873–1974 in Abhängigkeit von den Witterungsfaktoren durchgeführt. In diesem südlichen Verbreitungsgebiet der Fichte spielt der direkte Einfluß der Temperatur keine große Rolle (im Gegensatz zu den Verhältnissen an der Nordgrenze). Natürlich beeinflußt sie indirekt die Wasserversorgung (hohe potentielle Evaporation), die für das Wachstum von besonderer Bedeutung ist. Untersucht wurde das Dickenwachstum von einem typischen Piceetum oxalidosum und einem Piceetum myrtillo-sphagnosum mit stärkerer Vernässung. Für die Messung wurden jeweils 10–25 Modellbaumstämme benutzt. Die Fehlergröße war bei 25 Bäumen 9,7%, bei 10 Bäumen 15,4%, die Bohrkerne wurden von 2 Seiten entnommen. Das Ergebnis gibt Abb. 8.6.11 wieder. Merkwürdigerweise war der absolute Dickenzuwachs bei Pic. oxalido-myrtillosum (I) anfangs geringer, aber später über doppelt so groß wie bei Pic. myrtillo-sphag-

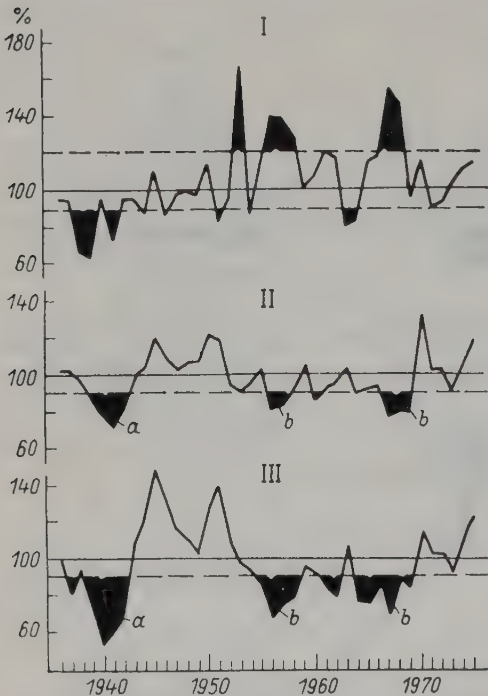


Abb. 8.6.12: I Prozentuale Schwankungen der Niederschlagshöhe in den Jahren 1936–1975. II Prozentuale Schwankungen des Dickenzuwachses im Piceetum oxalido-myrtillosum und III dasselbe im Pic. myrtillo-sphagnosum. a = Zuwachsdepression in Trokkenperioden, b = dasselbe bei Regenüberschuß. Gestrichelt die Grenze der mittleren Abweichungen vom Mittelwert. Schwarz – extrem hohe Abweichungen.

nosum II, zuletzt jedoch fast gleich. Die unteren Kurven zeigen mit wenigen Ausnahmen (z. B. nach der Jahrhundertwende) einen synchronen Verlauf. Der Vergleich mit der Niederschlagskurve ergibt, daß für den Dickenzuwachs die Jahre am günstigsten sind, die einer für dieses Gebiet *normalen* Verteilung und Höhe der Niederschläge entsprechen, d. h. die nur wenig von dem langjährigen Mittelwert abweichen. Dagegen weisen in Jahren sowohl mit Niederschlagsdefiziten, aber auch mit ungewöhnlich hohen Niederschlägen die Bäume einen geringen Dickenzuwachs auf. Besonders gering war der Zuwachs in den Trockenjahren 1938–1939, wobei sich die Trockenheit im ersten Jahr noch kaum auswirkt, während das Zuwachsdefizit im zweiten Jahr bei I 10% und bei II 23% gegenüber dem ersten Jahr betrug. Besonders stark war der Abfall 1940–1941, als die Regenhöhe wieder anstieg. In diesem Jahr betrug der Zuwachs bei I nur 78% und bei II nur 59% des Mittelwertes.

Die Zunahme des Zuwachses nach Trockenperioden ist nicht nur witterungsbedingt, sondern oft auch durch die Abnahme des Konkurrenzdruckes, wenn benachbarte Bäume absterben. 1938–1939 betrugen die Verluste an großen Bäumen 10–15% des Bestandes, wodurch die Wasser- und Mineralsalzversorgung der am Leben gebliebenen Bäume sich verbesserte. Die innerartliche Konkurrenz ist immer bei natürlichen Wäldern größer als bei gut gepflegten Forsten. Doch wird die Reaktion oft dadurch verzögert, daß bei starker Dürre ein Absterben eines Teiles sowohl der Nadeln als auch der aktiven Wurzeln erfolgt. Es dauert oft 2–3 Jahre, bis eine Regeneration eintritt und die Zuwachskurve wieder ansteigt. Es handelt sich somit um sehr komplizierte Reaktionen.

Ebenso ungünstig wie Dürrejahre wirken sich Jahre mit Regenüberschuß aus. Das zeigt sehr deutlich die Abb. 8.6.12: Das geringe Dickenwachstum in den Jahren 1956, 1957 und 1959 fällt mit sehr regnerischen Jahren zusammen, ebenso ein weiteres Minimum mit den regenreichen Jahren 1961, 1962, ebenso wie 1967/68. Die Verringerung des Dickenwachstums ist bei III deutlicher ausgeprägt, weil es sich um nasse Wälder handelt. Die Ursache ist besonders starke Vernässung, d. h. schlechte Durchlüftung des Bodens und dadurch Inaktivierung der Wurzeln oder sogar Absterben der Saugwurzeln sowie der feinen Wurzeln (siehe weiter unten!). Doch fehlt ein Hinweis darauf, daß regenreiche Sommer in diesem Klimagebiet wohl auch kalte Sommer sind, wodurch ebenfalls eine Wachstumshemmung erfolgen könnte.

Die Bäume der verschiedenen Rangstufen (I = überragende, II–III = dominante, IV–V = unterdrückte) reagieren nicht gleich. In Trockenjahren leiden die Bäume I oft besonders stark, weil sie den Sonnenstrahlen und trockenen Winden am stärksten ausgesetzt sind und die primitiven Leitbündel der Coniferen für den Wassernachschub zu den Kronen nicht genügen. Die Dominanten reagieren weniger, die Unterdrückten sind dagegen durch den verschärften Wettbewerb stärker gefährdet und sterben oft ab. Durch Trockenheit sind besonders die Bäume an Standorten mit hohem Grundwasserstand gefährdet, was auch in Mitteleuropa beobachtet wurde, weil bei hohem Grundwasser die Wurzeln flach verlaufen und bei Trockenheit den Kontakt mit dem Kapillarsaum verlieren. Die

Bäume auf solchen Biotopen sind wohl noch empfindlicher (Nadeln hygromorpher), weil sie an eine relativ gute Wasserversorgung angepaßt sind.

Die innerartliche (intraspezifische) Konkurrenz ist am stärksten bei den hochproduktiven Fichtenbeständen. Kritische Jahre können die Rangstruktur eines Bestandes verändern.

Räumliche Ausbreitung der Wurzeln und die Dynamik ihrer Biomasse bei der Fichte

Ohne Kenntnis der Veränderungen des Wurzelsystems lassen sich die Reaktionen innerhalb des Sproßsystems kaum richtig deuten, was meist übersehen wird.

Die Wurzelsysteme wurden bei den Versuchen an Monolithen (19,6 cm^2) untersucht und 25 Monolithen aus einer Probefläche gemittelt (Fehler nicht unter 10%). Außerdem wurden die Wurzeln direkt bei verschiedener Witterung und sich änderndem Grundwasserstand beobachtet.

Beim Piceetum myrtillo-sphagnosum (I) und dem Piceetum myrtillo-cariceto-sphagnosum (II) steht das Grundwasser hoch und die Durchlüftung des Bodens ist schlecht, so daß der O_2-Gehalt im Wurzelraum dauernd wechselt. Die Wurzeln sterben bei Sauerstoffmangel ab, werden jedoch bei sinkendem Grundwasserspiegel rasch wieder regeneriert. Die Abb. 8.6.13 zeigt die Beziehungen zwischen der Wurzelausbildung und 1) dem Holzzuwachs (Produktion P), sowie 2) der Nadelmasse (K) bei einer Verschlechterung der Durchlüftung des Bodens vom Piceetum oxalido-myrtillosum (I), über das P. myrtillo-sphagnosum (II), bis zum Pic. cariceto-sphagnosum (III). In dieser Reihenfolge (s. Pfeil) nimmt die Vernässung des Bodens zu, somit die Durchlüftung ab. In derselben Richtung fällt die Produktion und steigt die Masse der Wurzeln im Verhältnis zur Nadelmasse, d. h. es sinkt ihre Aktivität, weil ein immer größerer Teil der Assimilate für dauernd notwendige Regeneration der Wurzeln und deren Atmung verbraucht wird. Die ganz verschiedene Dynamik dieser Vorgänge wird auf der Abb. 8.6.14 für die Jahre 1967–1978 für ein Piceetum myrtillo-sphagnosum gezeigt. Die Hauptmasse der dünnen Wurzeln befindet sich an der Oberfläche der Torfschicht, aber 30–40% der Saugwurzeln dringen 10–20 cm tief in die anaëroben Bodenschichten ein.

Die Biomasse der Wurzeln (< 0,6 mm) nimmt mit der Produktivität in günstigen Jahren zu (die

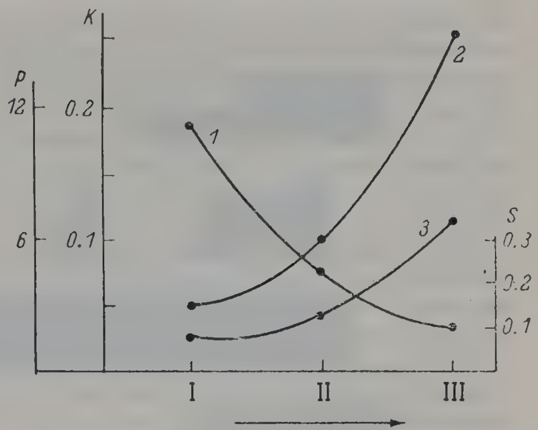


Abb. 8.6.13: Kurve 1 (Ordinate P) = Beziehungen zwischen der jährlichen Produktion zur Masse (kg · ha^{-1}) von Wurzeln mit < 0,6 mm. Kurve 2 = Beziehungen zwischen der Masse der Wurzeln (< 0,6 mm) zur Nadelmasse (K, in kg · ha^{-1}). Kurve 3 gibt das Verhältnis zwischen der Oberfläche der aktiven Wurzeln und der Oberfläche der Nadeln wieder (S, in m^2 · ha^{-1}). Verglichen werden I das Piceetum oxalido-myrtillosum, II das P. myrtillo-sphagnosum und III das P. cariceto-sphagnosum. In dieser Reihenfolge nimmt die Vernässung zu, die Durchlüftung des Bodens ab und steigt die Biomasse und die Oberfläche der dünnen Wurzeln (vgl. Text).

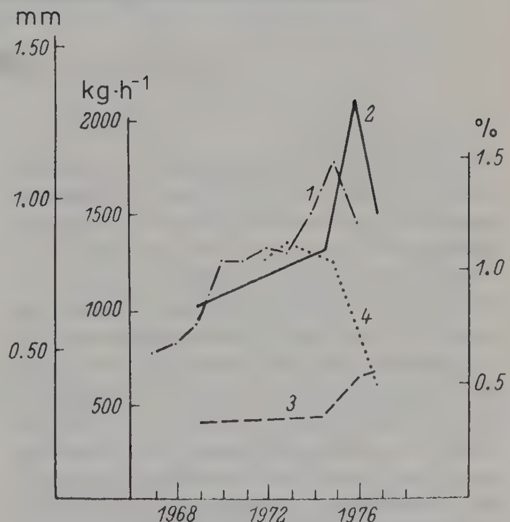


Abb. 8.6.14: Die Veränderungen des radialen Holzzuwachses in mm (Kurve 1), der Biomasse der Wurzeln (∅ < 0,6 mm) in kg · ha^{-1} (Kurve 2), der Biomasse der Saugwurzeln in kg · ha^{-1} (Kurve 3) und der Stickstoffkonzentration der Nadeln in % (Kurve 4) in den Jahren 1966–1977 bei einem Piceetum myrtillo-sphagnosum.

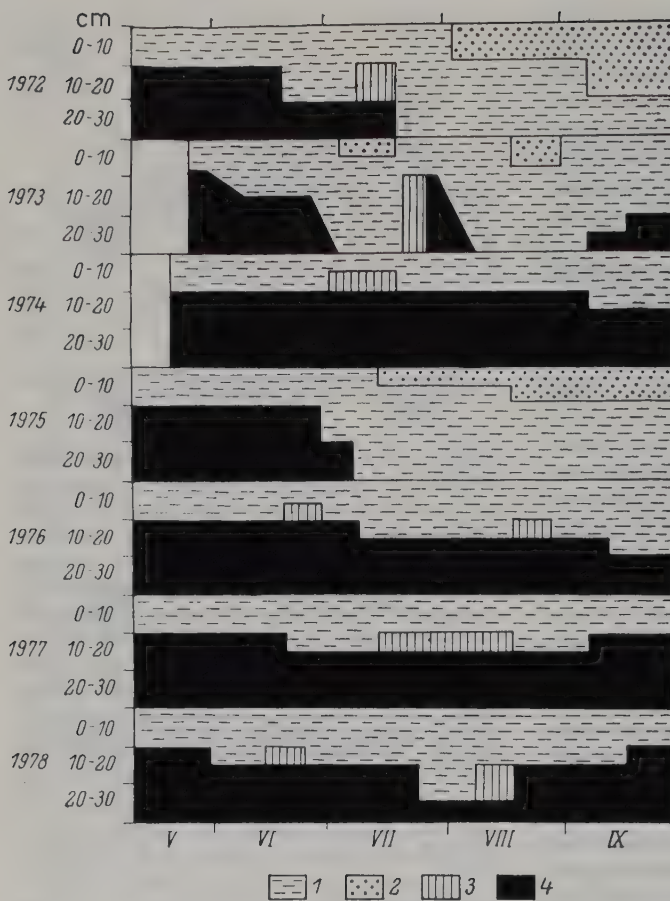


Abb. 8.6.15: Jahreszeitliche Veränderungen des Wurzelsystems eines Piceetum myrtillo-sphagnosum in den Bodenhorizonten 0–10 cm, 10–20 cm und 20–30 cm in den Jahren 1972–1978 mit verschiedenen Witterungsverhältnissen.
1 Es herrschen helle, wachsende Wurzelspitzen vor. 2 Braun gefärbte Wurzeln ohne Wachstum (Wassermangel). 3 Dasselbe, aber infolge von O_2-Mangel (Wasserüberschuß). 4 Vorherrschend tote, dunkle Wurzeln.

Wurzeln sind in 0–20 cm Tiefe aktiv!). In regenreichen Jahren und sinkender Produktion nimmt die Biomasse der Wurzeln infolge O_2-Mangels ab. Die Saugwurzeln nehmen in 10–20 cm Tiefe ab, aber vermehren sich in den oberen 10 cm. Zugleich nimmt der N-Gehalt der Nadeln ab, wenn das Wurzelsystem weniger leistungsfähig ist. Wie die dauernde Veränderung des Wurzelsystems in den Jahren 1972–78 sich im einzelnen vollzog, zeigt Abb. 8.6.15 für das Piceetum myrtillo-sphagnosum. Von dieser Dynamik ahnt man nichts, wenn man sich nur mit den oberirdischen Pflanzenteilen beschäftigt, was meistens der Fall ist.

1972–74 wird eine Hemmung der Wurzelentwicklung durch viel Regen beobachtet (1973 mehrmaliges Absterben, aber rasche Regeneration). Hemmung durch Trockenheit erfolgte vor allem im Herbst 1972 und 1975. Der hohe Grundwasserstand begrenzte das Wurzelwachstum 1974 auf die oberen 10 cm des Bodens. 1976–1978 machten sich keine Trockenschäden bemerkbar.

Analyse des Assimilationsapparats der Fichtenkrone

Sehr eingehend werden die Veränderungen der Morphologie und Anatomie der Fichtennadeln innerhalb der Gesamtkrone untersucht. Es lassen sich sehr deutlich kürzere und dickere Sonnennadeln und flachere und längere Schattennadeln unterscheiden, die ebenso wie bei Laubblättern an die jeweiligen Lichtverhältnisse angepaßt sind.

Der Tagesgang der Photosynthese in verschiedenen Teilen der Krone wurde bei der produktivsten Fichtengemeinschaft – dem Piceetum oxalido-dryopteridosum – nur im August 1979 bei starker Strahlung um die Mittagszeit untersucht, um eine vollständige Kurve zu erhalten

und zwar von ganz ausgewachsenen Nadeln, die gegen Überhitzung weniger empfindlich sind, als die noch wachsenden.

Die Messung erfolgte am Stamm in 24 m Höhe (Bäume 28 m hoch) an Zweigen mit 1–3 Jahre alten Nadeln (Sonnennadeln) und an Schattennadeln an dem untersten lebenden Zweig in 11 m Höhe mit 1–5 Jahre alten Nadeln (doch spielen alte Nadeln mengenmäßig keine Rolle für die Photosynthese (vgl. LARCHER 1969). Die CO_2-Konzentration sank in der Kammer nicht mehr als um 10%. Die Meßempfindlichkeit war 0,0001% CO_2. Den Verlauf der Tageskurve zeigt Abb. 8.6.16.

Man erkennt, daß in der Nacht bis 6 h nur eine CO_2-Abgabe erfolgt. Die CO_2-Aufnahme verläuft ziemlich parallel mit der Beleuchtungskurve; um die Mittagszeit traten bei den Sonnennadeln große Schwankungen auf (Änderung der Beleuchtung), die sich bei den Schattennadeln kaum bemerkbar machen. Bei diesen wird der höchste Wert um die Mittagszeit erreicht und zwar maximal 1 mg CO_2 pro halbe Stunde bei einer Beleuchtung von nur 7200 Lux. Die CO_2-Verluste nachts durch die Atmung betragen bei Sonnennadeln in 10 Stunden 0,60 g $CO_2 \cdot g^{-1}$ FG, bei Schattennadeln nur 0,32 g $CO_2 \cdot g^{-1}$ FG. Die CO_2-Aufnahme erreicht in 14 Stunden bei den Sonnennadeln nur den doppelten Betrag im Vergleich zu den Schattennadeln, obgleich letztere eine 7mal geringere Lichtsumme erhielten. Die Lichtausnutzung ist somit bei den Schattennadeln besser und die Atmungsverluste nachts sind geringer.

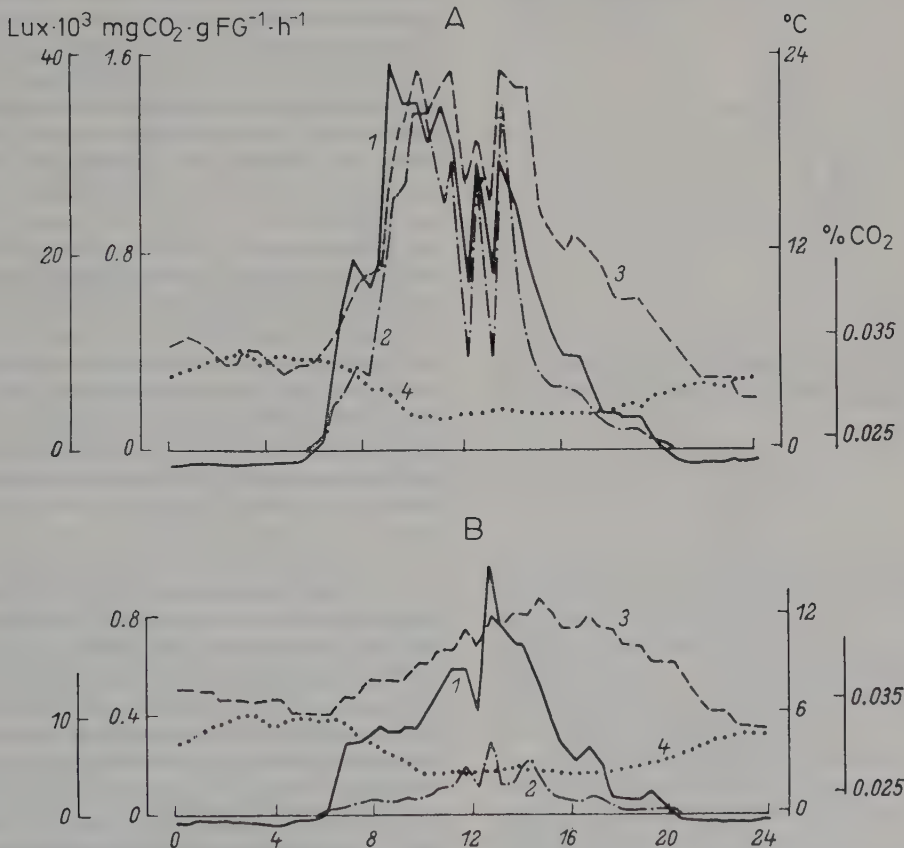


Abb. 8.6.16: Tagesgang der CO_2-Assimilation von Fichten-Sonnennadeln aus dem oberen Teil der Krone (A) und von Schattennadeln des untersten Kronenteils (B).
Ordinate links: Beleuchtung in 1000 Lux und CO_2-Assimilation in mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ FG $\cdot$ h^{-1}, rechts Temperatur in der Kammer in °C und CO_2-Konzentration in Vol-%. Abszisse: Tagesstunden. 1 CO_2-Assimilation, 2 Beleuchtung, 3 Kammertemperatur und 4 CO_2-Konzentration.

Vergleichende Untersuchungen des Wasserhaushalts der Fichtenbestände

In dem humiden Klimagebiet ist der Grundwasserstand immer relativ hoch, wie es die Abb. 8.6.17 zeigt. Selbst in dem Piceetum oxalido-myrtillosum sank der Grundwasserspiegel erst im August unter 40 cm, beim P. myrtillo-sphagnosum erst im September unter 20 cm und im P. cariceto-sphagnosum war der Boden im Mai und Juli überschwemmt und die übrige Zeit lag er selten unter 10 cm. Auch sonst ergaben Bestimmungen der Transpiration, des Wasserpotentials und des Wassergehalts sowie der Wasserdefizite der Nadeln, daß der Wasserhaushalt ausgeglichen war und nur die bereits erwähnten Auswirkungen während einzelner Trockenperioden sich bemerkbar machten. Die Wasservorräte in dem durchwurzelten Boden waren 100–80 mm und bei den nässeren Typen, bei denen die Wurzeln sich nur auf die obersten Bodenhorizonte beschränken, 60–50 mm.

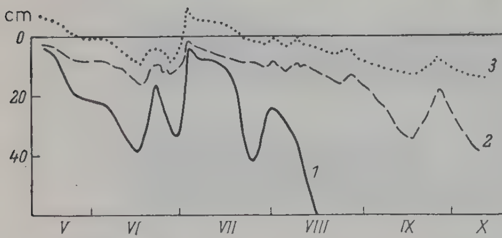


Abb. 8.6.17: Lage des Grundwasserspiegels im Sommer 1974 beim Piceetum oxalido-myrtillosum 1, dem P. myrtillo-sphagnosum 2 und dem Pic. cariceto-sphagnosum 3.

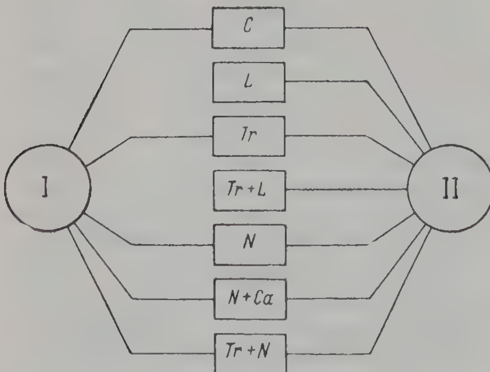


Abb. 8.6.18: Versuchsschema mit alten Bäumen. I Dominante, II Unterdrückte. C = Kontrollen, L = Auflichtung, Tr = Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz durch Transekte, Tr + L = beides, N = Düngung mit NH_4NO_3. N + Ca = dasselbe mit Kalkgabe, Tr + N = Transekte und N = Düngung mit NH_4NO_3.

Der innerartliche Wettbewerb zwischen den einzelnen alten Fichtenbäumen

Genauer untersucht wurde das Piceetum myrtillo-sphagnosum, wobei einerseits der Wettbewerb um das Licht, das Wasser und die mineralischen Nährstoffe festgestellt werden sollte und andererseits eine Klärung der Ursachen für die Differenzierung der Baumschicht in Dominante und Unterdrückte wünschenswert erschien. Auch die Beziehungen zwischen den Konkurrenztypen und den Außenfaktoren mußten in Betracht gezogen werden.

Berücksichtigt wurden zunächst die Dominanten der Klasse II–III nach Kraft, die etwa 18,5 m hoch waren und die nur 13,2 m hohen unterdrückten Stämme der Klasse IV.

Folgende Versuche kamen zur Ausführung:

1. Isolierung der Modellbäume gegen die Wurzelkonkurrenz der Nachbarbäume durch 40–45 cm tiefe Einschnitte um sie herum, die mit Brettern oder Folien ausgelegt wurden. Dabei blieben die Wurzeln der Modellbäume unbeschädigt und ihr Wurzelraum vergrößerte sich um das 4–5fache.
2. Düngung mit NH_4NO_3 (pro Jahr $200\,kg \cdot ha^{-1}$), gegen Ende Mai und Anfang Juli.
3. Einmalige Düngung mit gelöschtem Kalk in Höhe von $6\,t \cdot ha^{-1}$.
4. Auslichtung um die Modellbäume herum.

Die Zahl der Wiederholungen war 3–4 (bis 10–12). Beobachtet wurden die Bäume, aber auch die Krautschicht. Der Dickenzuwachs wurde jährlich gemessen, aber auch das Höhenwachstum und die Jahrestriebe der größten Äste.

Das Versuchsschema zeigt Abb. 8.6.18.

Die ersten Versuchsjahre 1972–1975 waren weniger feucht mit kurzfristigen Trockenperioden, aber auch normale Abschnitte kamen vor; die folgenden Jahre 1976–1979 waren naß, kälter und mit starker Bewölkung. Wie bereits erwähnt, ist für das Dickenwachstum die normale Witterung günstig, die mit übernormalen Niederschlägen dagegen ungünstig. Allerdings kommt es auch auf die Verteilung der Niederschläge während der Vegetationszeit an (es folgt im Original die genaue Analyse für jedes der Jahre 1972–1979). Die Fichte reagiert sehr scharf auf jede Witterungsschwankung, die ja auch den Wasserhaushalt des Bodens beeinflußt und damit dessen Durchlüftung. Die Ausschal-

tung der Wurzelkonkurrenz führte auf den Probeflächen zu einem extrem höheren Grundwasserstand (Abb. 8.6.19, p. 14).

Trockenperioden wirken sich günstig aus und zeigen, daß gerade dann die Wurzelkonkurrenz von Bedeutung ist. Für feuchte Perioden gilt das nicht, sie wirken sich ungünstig aus.

Auf den mit N gedüngten Probeflächen erhöhte sich der N-Gehalt der Nadeln merklich, auch die Aktivität der Bodenorganismen wurde erhöht, was ebenso für die Kalkdüngung gilt, die eine Erhöhung des pH-Wertes des Bodens von 4,0 auf 4,5 bewirkte.

Die Versuchsergebnisse sind auf Abb. 8.6.20 dargestellt: Der Dickenzuwachs wird durch die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz stets gefördert (Kurve Tr), maximal im Jahr 1975, z. T. auch 1978. Der Einfluß der Witterung (Regenüberschuß) macht sich in einem Abfall 1976–77 bemerkbar. Das Maximum 1975 erreicht bei Dominanten 440% und über 500% bei Unterdrückten. Die stärkere Reaktion bei den Unterdrückten ist gewissermaßen eine Reserve im Falle einer Beschädigung der Dominanten durch Trockenheit, Windwurf, Sturmbruch usw., d. h. Schäden der Oberschicht können rasch ausgeglichen werden. Die bessere Beleuchtung allein (Kurve L) wirkt sich bei den Unterdrückten kaum aus. Daraus folgt, daß die Wurzelkonkurrenz viel mehr ausmacht, als die Beschattung durch die Dominanten. Die Düngung (Kurven N und N + Ca) allein wirkt sich nur bei den Dominanten aus, d. h. bei Wurzelkonkurrenz nehmen nur die Dominanten mehr Nährstoffe auf. Die Düngung hat für die Unterdrückten in feuchten Jahren eher negative Folgen. Auch bei Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz ist das Ergebnis negativ (vgl. Tr mit Tr + N).

Die Fichte ist auf nassen Böden für N-Gaben empfindlich, weil durch diese die Saugwurzeln im anaëroben Bodenraum stärker geschädigt werden. Anders bei fortlaufender leichter N-Düngung; denn frühere Versuche ergaben, daß dann eine Steigerung des Dickenwachstums um 215% eintrat. Kalkung wirkt sich erst nach 3 Jahren aus. Das gesamte Wirkungsgefüge ist so kompliziert, daß eine richtige Deutung der Versuchsergebnisse schwierig ist. Wie Abb. 8.6.21 zeigt, weisen die Ergebnisse in den einzelnen Jahren große Unterschiede auf:

1) Der Wachstumsbeginn war 1975 sehr früh, 1974 20 Tage später. 1977 war der Beginn relativ früh, dann trat eine Hemmung durch eine Kälte-

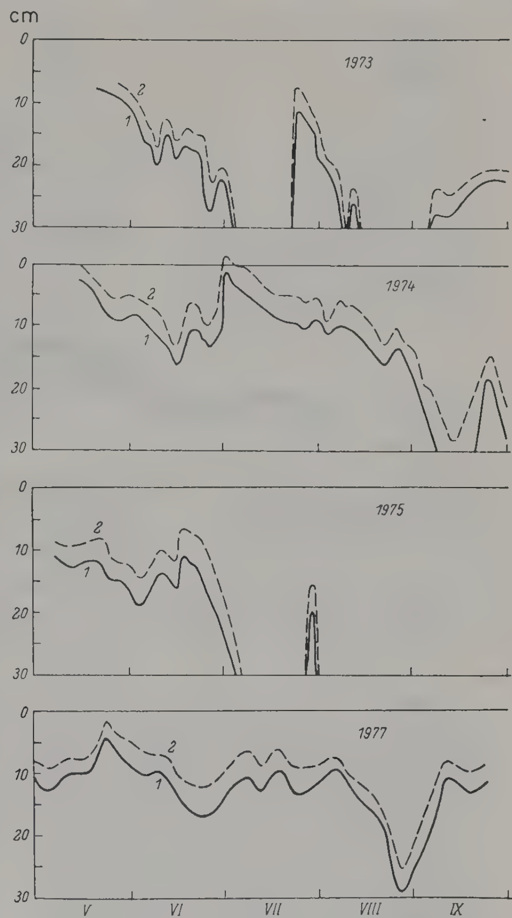


Abb. 8.6.19: Veränderung des Grundwasserspiegels in den Versuchsjahren 1973–1977. 1 Kontrollen, 2 Versuchsfläche mit Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz.

periode auf und die Kurve verlief sehr flach. Der Temperaturfaktor ist somit für den Wachstumsbeginn von großer Bedeutung, wobei die Unterdrückten besonders scharf reagieren.

2) Das Kambium war besonders aktiv in der zweiten Hälfte des Juni und im Juli; im August trat Verlangsamung ein. Ende August-Anfang September war Schluß, selbst bei einem warmen Herbst. Im trockenen Sommer 1975 hörte die Kambiumtätigkeit bereits im Juli auf (der Temperaturfaktor ist besonders wichtig in der nördlichen Taiga). Durch Vernässung wird die Kambiumtätigkeit schwächer, aber der Zeitpunkt des Abschlusses wird hinausgeschoben. Die saisonalen Gesetzmäßigkeiten sind dieselben, wie für die Witterung der Gesamtjahre. Der Einfluß

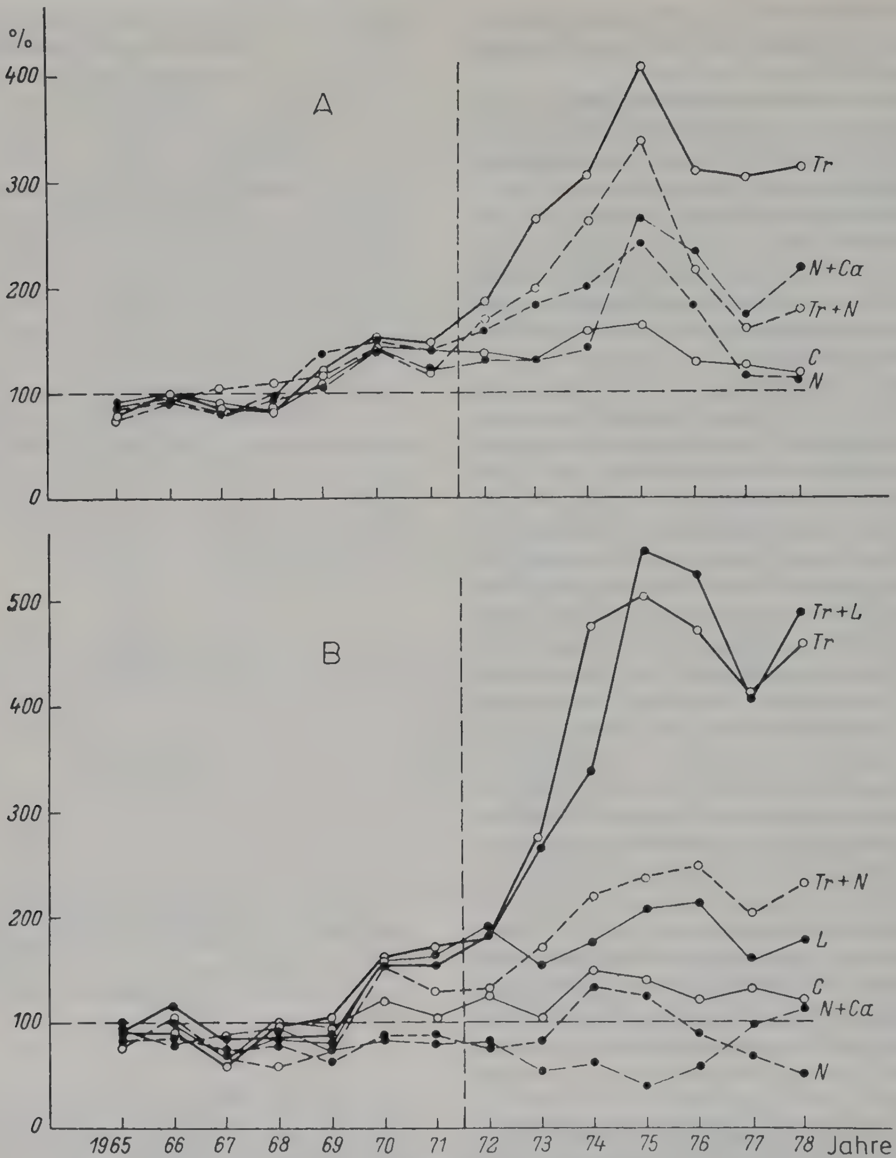


Abb. 8.6.20: Auswirkung der verschiedenen Versuchsvarianten (Bezeichnung wie bei Abb. 8.6.18) auf den Dickenzuwachs der Dominanten (A) und der Unterdrückten (B). Vertikale gestrichelte Linie = Versuchsbeginn. Ordinate Dickenzuwachs in %. ○ und ● zur besseren Trennung der Kurven.

der Konkurrenz ist auch saisonal sehr deutlich, wie der Vergleich mit den Kontrollen zeigt. Die Verlängerung der Kambiumtätigkeit ist bei den Unterdrückten ausgesprochener, z. B. 1975 bei Dominanten um 42 Tage, bei Unterdrückten um 46 Tage im Vergleich zu den Kontrollen. In nassen Jahren machen sich keine Unterschiede bemerkbar.

Reaktion der Gipfeltriebe und der Kronenform bei Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz

Ohne Wurzelkonkurrenz wird das Höhenwachstum stark beschleunigt (etwa verdoppelt), dagegen wirkt sich die Verbesserung der Beleuchtung bei unterdrückten Bäumen kaum aus. Durch die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz können die Unterdrückten zu Dominanten wer-

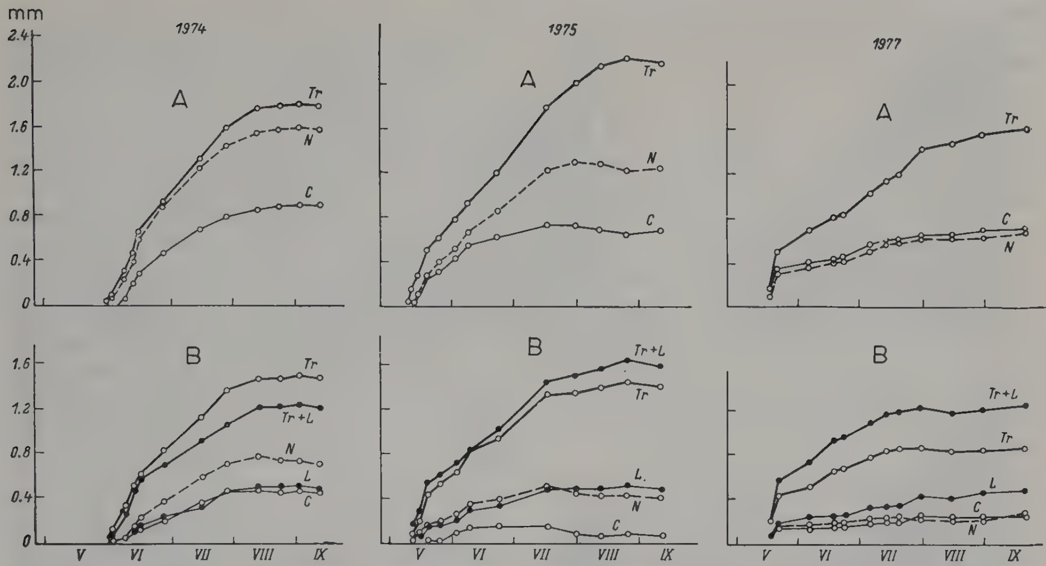


Abb. 8.6.21: Verlauf des Dickenwachstums bei den Versuchsbäumen im Vergleich zu den Kontrollen (c) in den einzelnen Jahren mit verschiedener Witterung. A = Dominante, B = Unterdrückte. Sonst Bezeichnungen wie bei Abb. 8.6.18.

den. Die Düngung bleibt im Gegensatz dazu ohne Wirkung.

Auch die Verlängerung der Seitenzweige wird durch die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz begünstigt, aber in geringerem Ausmaße als bei dem Haupttrieb, so daß die Krone der Bäume deutlich spitzer wird. Die Veränderung der Kronenform von unterdrückten Bäumen bei den verschiedenen Versuchsanstellungen geht aus Abb. 8.6.22 hervor: Spitzer wird sie bei Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz, in geringerem Ausmaße auch bei Verbesserung der Beleuchtung, dagegen stumpfer als bei den Kontrollen (C) nach Düngung mit NH_4NO_3.

Damit im Zusammenhang soll die in der Literatur erwähnte Tatsache besprochen werden, daß die Fichten in den Alpen bei zunehmender Höhenlage immer spitzkroniger werden. Gleichzeitig nimmt mit der Höhe die Schneebruchgefahr zu. Deswegen deutet man die Erscheinung der Spitzkronigkeit als eine Auslese von Ökotypen, die weniger durch den Schneebruch gefährdet werden. Ob die Spitzkronigkeit genetisch fixiert ist oder nur eine Modifikation, wurde bisher nicht geprüft. Gegen obige Deutung spricht die Erscheinung, daß die Tannen *(Abies alba)* in tiefen Lagen Albaniens an ihren unteren durch Trockenheit bedingten Grenze auch spitzkroniger werden, obgleich eine Schneebruchgefahr nicht besteht. Ebenso ist die Schneebruchgefahr an der polaren Baumgrenze bei den geringen Winterniederschlägen ebenfalls sehr gering, während die Spitzkronigkeit nicht nur bei Fichten, sondern insbesondere bei Kiefern besonders auffallend ist. Bei letzteren sind die Seitenzweige in Lappland so kümmerlich ausgebildet, daß sie von weitem fast wie Telegraphenstangen aussehen. Eine besonders interessante Beobachtung konnte in Gebirgen von Utah (U.S.A.) an Douglasien gemacht werden. In diesem kontinentalen Klima sind die Hanglagen in den unteren Lagen sehr trocken, die Douglasien aber ähnlich wie die Tannen in Albanien besonders spitzkronig, gleich daneben jedoch auf den feuchten Talböden sind ihre Kronen sehr stumpf. Das spricht für eine *modifikative Veränderung.* Offensichtlich wird durch Trockenheit das Wachstum der horizontalen Seitenzweige stärker gehemmt als das Höhenwachstum des Haupttriebes. Bekanntlich leiden die Fichten an ihrer oberen Grenze in den Alpen und ebenso an der polaren Grenze stark unter Frosttrocknis (p. 102). Es könnte sich somit auch in diesem Falle um eine modifikative Veränderung handeln. Diese theoretische Annahme ließe sich durch Aufzucht von Saatgut spitzkroniger Bäume unter günstigeren Klimaverhältnissen leicht nachprüfen.

Die Dynamik der Zahl und des Wachstums des Nachwuchses (nächste Generation)

Ein Bestand ist nur dann von Dauer, wenn die Verjüngung gesichert ist. Für den Nachwuchs ist die Konkurrenz im Bereich der Moos- und Krautschicht maßgebend, das zeigt die Abb. 8.6.23.

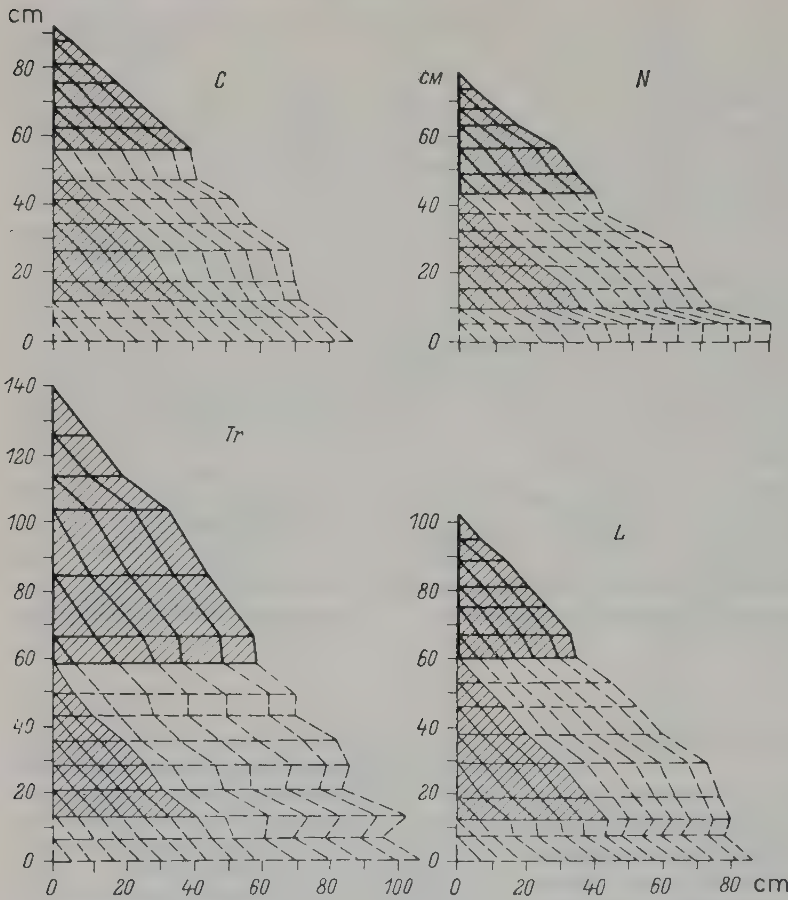


Abb. 8.6.22: Veränderung der Kronenform bei unterdrückten Bäumen gegenüber den Kontrollen (C) nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz (Tr), nach Verbesserung der Beleuchtung (L) und nach Düngung mit NH_4NO_3 (N). Dargestellt sind die Triebe von 14 Jahren. Schräg schraffiert sind die Kronenformen der Bäume von 6 Jahrestrieben vor Versuchsbeginn (unten) und darüber mit 6 Jahrestrieben nach Beginn des Versuchs. Die stärkste Zuspitzung erfolgte bei Tr, in geringem Maße bei L und stumpfer wird die Krone bei N.

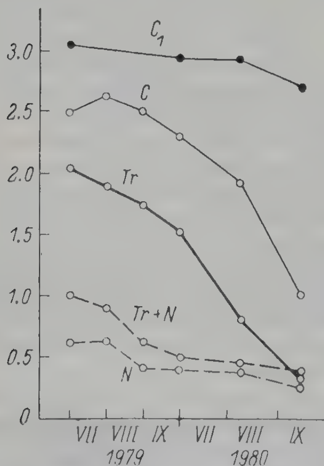


Abb. 8.6.23: Anzahl der Fichten-Keimlinge (Ordinate, in Millionen · ha^{-1}) unter verschiedenen Versuchsbedingungen. C_1 = Kontrollfläche, auf der die Kraut- und Moosschicht entfernt wurde. Sonst Bezeichnungen wie bei Abb. 8.6.18.

Die meisten Keimlinge gehen im Laufe der ersten und zweiten Vegetationszeit zu Grunde (nur bei C_1 kaum eine Abnahme). Auch auf der Kontrollfläche bleiben am Ende der 2. Vegetationszeit noch 1 Million Keimlinge pro Hektar übrig, sonst immer unter 0,5 Millionen, bei C_1 dagegen fast 3 Millionen. Daß die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz (Tr) sich nicht auswirkt, hängt mit der Entwicklung der Moosschicht zusammen: *Sphagnum girgensohnii* und *Polytrichum commune* überwachsen die Keimlinge besonders im zweiten Jahr. Abb. 8.6.24 zeigt die Zahl der Keimlinge in Abhängigkeit von der Zusammensetzung der unteren Schichten bei A nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz und bei B nach N-Düngung, wobei das Nanorelief eine Rolle spielt. Bei A: 1) *Sphagnum girgensohnii* wächst auf ebenen Flächen und in leichten Senkungen, 2) *Polytrichum commune* in leichten Senken, 3) *Sphagnum* + *Vaccinium myrtillus* auf kleinen Erhebungen, wäh-

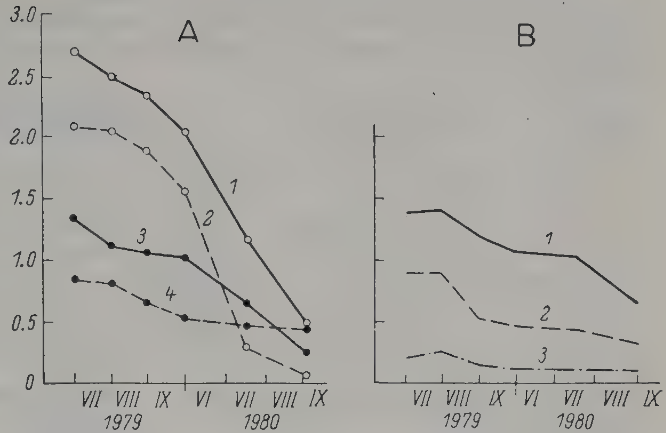


Abb. 8.6.24: Anzahl der Fichtenkeimlinge (Millionen · h^{-1}) in Abhängigkeit von der Entwicklung der unteren Schichten und von dem Mikrorelief. A = bei Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz. Unterste Schicht: 1 *Sphagnum girgensohnii* auf ebenen Flächen und in Mikrosenken, 2 *Polytrichum commune* in Mikrosenken, 3 *Sphagnum* mit *Vaccinium myrtillus* auf Mikroerhebungen, 4 Farne auf Mikroerhebungen ohne Moose. B = Düngung mit NH_4NO_3 (Moosschicht geschädigt): 1 in Mikrosenken, 2 auf ebenen Stellen, 3 auf Mikroerhebungen. Ordinate: Keimlingszahl in den ersten 2 Jahren in Millionen · ha^{-1}.

rend 4) im *Dryopteris*-Unterwuchs auf Erhebungen die Moose unterdrückt werden. Bei B: 1) in leichten Senken, 2) ebene Fläche, 3) auf Erhebungen des Mikroreliefs. In der Moosschicht keimen besonders viele Samen (bis über 2,5 Millionen pro Hektar, weil sie gleichmäßig feucht ist – 3mal mehr als unter den Farnen ohne Moose). Aber schon im ersten Sommer bilden die Keimlinge in Moospolstern nur die Cotyledonen, jedoch keine Terminalknospen mit Nadeln aus. Besonders unterdrückt werden sie von *Polytrichum* (zu Beginn des 2. Jahres blieben nur noch 3% nach, unter den Farnen dagegen noch 50% von der Anfangszahl, wobei hier Terminalknospen im ersten Jahr gebildet wurden).

Das Ergebnis der verschiedenen Versuche war:

1. Durch die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz der Baumwurzel wird die Krautschicht begünstigt und das ist für die Verjüngung durch Keimlinge ungünstig.

2. Die Baumschicht hemmt viele Jahre hindurch die Entwicklung der Krautschicht und fördert damit die Entwicklung der Sämlinge, aber nur auf N-armen Böden; denn auf N-reichen Böden ist die Krautschicht immer gut entwickelt.

3. Die NH_4NO_3-Düngung schädigt die Moosschicht und die Keimung wird in der geschädigten Moosschicht erschwert, so daß die Zahl der Keimlinge klein ist (gedüngte Parzellen haben 4mal weniger Keimlinge), aber die Keimlinge bleiben fast alle am Leben, weil die Mooskonkurrenz fehlt; insbesondere in feuchten Senken war die Zahl der Keimlinge 5–6mal größer als auf den Erhebungen. In diesem Falle bleibt der Boden nach zusätzlicher Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz feuchter und die Zahl der Keimlinge erhöhte sich noch mehr, weil die Moose geschädigt sind.

Um die komplizierten Zusammenhänge zu klären, wurden weitere Versuche durchgeführt, die sich von den Grundversuchen nur dadurch unterschieden, daß nicht nur die Wurzelkonkurrenz der Bäume auf den Probeflächen ausgeschaltet wurde, sondern es wurden auch alle Sträucher, Kräuter und Moose über dem Boden entfernt. Wie C_1 auf Abb. 8.6.23 sehr deutlich zeigt, bleiben die Keimlinge in diesem Fall fast alle am Leben, denn sie erhalten noch genügend Licht (12% des Tageslichtes).

Die Beleuchtung unter direktem *Vaccinium myrtillus* ist nur 2% und im *Sphagnum*-Polster 3 cm unter den Oberflächen nur 0,6%, so daß alle Keimlinge aus Lichtmangel absterben. Außer dem Licht spielt jedoch die Wurzelkonkurrenz eine sehr bedeutende Rolle, das beweist die folgende Tabelle 8.12. Sie zeigt den Zuwachs der Keimlinge (in cm) in den ersten 3 Jahren.

Die Einbringung des N-Düngers schädigt zum Teil die Wurzeln der Keimpflanzen. Durch die N-Düngung verschiebt sich das Verhältnis Wurzelmasse/Sproßmasse von 0,33 bei Kontrollen auf 0,20 bei den gedüngten Parzellen.

Sobald die Keimlinge durch ihr Höhenwachstum aus der Beschattung durch Moose herauskommen und 12% des Tageslichts erhalten, ist ihre Existenz ziemlich gesichert. Die Keimlinge, die direkt in Kontakt mit Wurzeln älterer Pflanzen stehen, haben den niedrigsten N-Gehalt der Nadeln (N wird von den Wurzeln der älteren Pflanzen weggenommen). N und P sind oft Mangelelemente. Bei N-Düngung ist der N-Gehalt

Tab. 8.12: Wachstum der Fichtensämlinge unter verschiedenen Versuchsbedingungen: C = Kontrolle, Tr = Baumwurzeln durchschnitten, d. h. deren Konkurrenz ausgeschaltet, N = N-Düngung, Tr+N = ohne Wurzelkonkurrenz, aber mit N-Düngung, Ca = Bodenkalkung, N+Ca = N-Düngung und Kalkung (Mittel von 50 Exemplaren)

Versuchs-parzelle	Höhe der Sämlinge in cm	Höhenzuwachs (in cm) in den Versuchsjahren 1974	1975	1976
C	6,2 ± 0,29	0,29 ± 0,02	1,30 ± 0,08	2,00 ± 0,12
Tr	12,0 ± 0,45	0,50 ± 0,03	3,00 ± 0,16	5,50 ± 0,23
N	7,4 ± 0,19	0,40 ± 0,04	2,00 ± 0,11	2,22 ± 0,11
Tr+N	9,5 ± 0,25	0,60 ± 0,05	2,40 ± 0,12	3,70 ± 0,18
Ca	7,2 ± 0,16	0,30 ± 0,03	1,70 ± 0,11	2,40 ± 0,10
N+Ca	8,4 ± 0,18	0,40 ± 0,03	2,00 ± 0,08	2,70 ± 0,13

der Nadeln von Keimlingen doppelt so hoch wie bei den Kontrollen.

Im Alter von 20–25 Jahren macht sich die Wurzelkonkurrenz des Altbestandes besonders stark bemerkbar. Die Pflanzen sind dann 50–70 cm hoch. In diesem Alter sterben viele ab und es verbleiben nur solche in günstigen Nischen. Die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz wirkt sich in diesem Alter besonders günstig aus. Zugleich erhalten die rasch wachsenden Jungbäume mehr Licht.

Das weitere Schicksal wird jedoch weniger durch die Lichtverhältnisse, sondern mehr durch die Wurzelkonkurrenz der Dominanten und die Vernässung des Bodens bestimmt, d. h. durch die Wasser- und Nährstoffversorgung aus dem Boden.

Die physiologische und strukturelle Reaktion der Bäume

Es wurde die Reaktion von 20jährigen Seitenzweigen, also aus der Mitte der Krone alter Bäume im Vergleich zum Dickenzuwachs bei Modellbäumen in den Jahren 1973–1978 untersucht, indem man die Menge der neugebildeten Nadeln und die Länge der Jahrestriebe bestimmte. Die Reaktionen waren dieselben, aber sie traten um ein Jahr verspätet auf, weil die Knospen im Jahr vorher gebildet werden (auch die Struktur der Sonnen- und Schattenblätter der Buche werden durch die Bedingungen bestimmt, unter denen die Knospen im Jahre vorher angelegt werden). Die gesamte Krone der Fichten reagiert auf die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz einheitlich. Auch die Morphologie und Anatomie der Nadeln paßt sich bei den neugebildeten Nadeln um ein Jahr verspätet an die veränderten Wachstumsbedingungen sowohl über dem Boden als auch im Boden an. Im allgemeinen reagiert die gesamte Krone auf alle Veränderungen nur langsam (Abb. 8.6.25).

Die Reaktion des gesamten Wurzelsystems zu

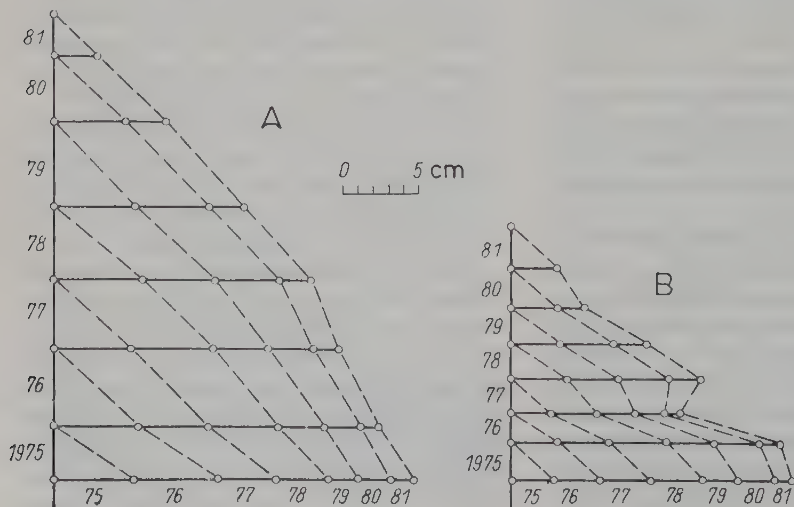


Abb. 8.6.25: Wachstum des Kronengipfels von etwa 20–25 Fichtenjungbäumen: A = bei Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz von Altbäumen, B = Kontrollen mit Wurzelkonkurrenz in den Jahren 1975–1981.

untersuchen, ist nicht möglich. Doch sind die Fichtenbestände im höchsten Grade geschlossene Bestände, nicht ausgenutzte Nischen unter der Erde, was die Baumarten anbelangt, fehlen: Das zeigt sich auch bei der Verjüngung der Bestände. Freie Lücken entstehen nur nach Katastrophen, wenn viele alte Bäume ausscheiden und damit Platz für jüngere Bäume frei wird. Ein Faktor, der sich vor allem im Minimum befindet, ist der Stickstoff (N). Seine Verfügbarkeit spiegelt sich im N-Gehalt der Nadeln wieder. Die Reaktion auf Witterungseinflüsse kann in vielen Fällen die Folge einer veränderten Stickstoffversorgung sein. Denn die Reaktion des Dickenwachstums verläuft weitgehend parallel zum N-Gehalt der Nadeln. Allerdings nimmt dieser besonders stark nach einer N-Düngung zu und weniger nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz. Das gilt insbesondere für die Dominanten, die gegenüber den Unterdrückten hinsichtlich der N-Aufnahme im Vorteil sind. Bei Unterdrückten erhöht sich der N-Gehalt auch bei Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz deutlich, was aus Abb. 8.6.26 ersichtlich ist. Der N-Gehalt der dünnen Wurzeln steigt bei N-Düngung besonders stark an, stärker als der von Nadeln oder von dicken Wurzeln.

Einige Versuche mit abgeschnittenen Zweigen zeigten, daß sowohl die N-Düngung, als auch die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz die Assimilationsfähigkeit der Nadeln erhöhten.

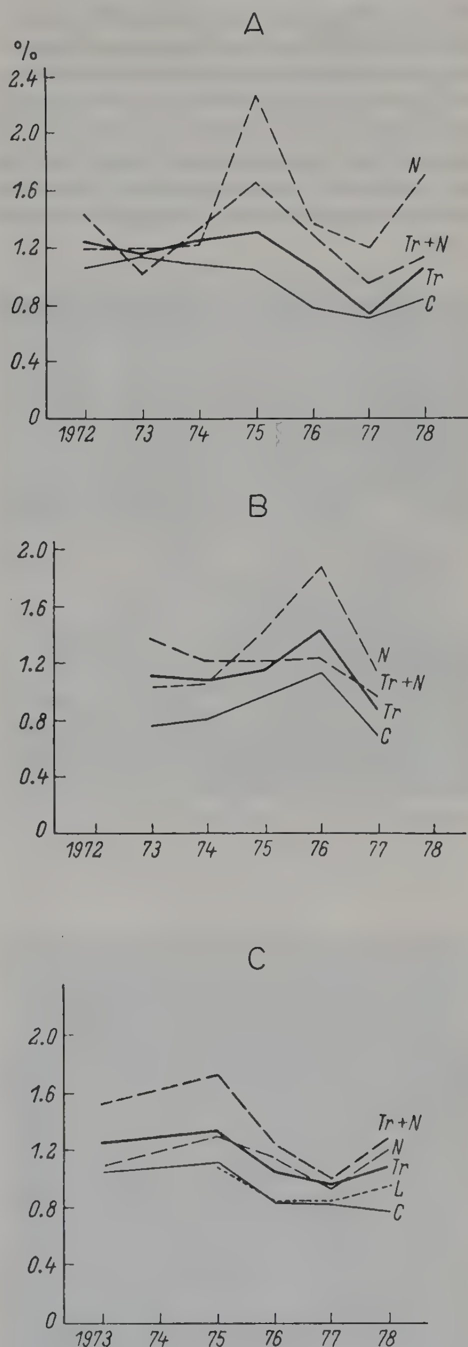


Abb. 8.6.26: Der N-Gehalt von Fichtennadeln in % des Trockengewichts. A = einjährige Nadeln und B = zweijährige Nadeln von dominanten Bäumen. C = einjährige Nadeln von unterdrückten Bäumen (sonst Bezeichnungen wie auf Abb. 8.6.18).

Die für die Zusammensetzung und Struktur der Zwergstrauch- und Krautschicht ausschlaggebenden Faktoren

Bisher wurde das Wirkungsgefüge der Fichtenwälder in bezug auf die Baumschicht behandelt. Aber in der Lebensgemeinschaft der natürlichen borealen Fichtenwälder zeichnen sich auch die unteren Schichten durch ihre einheitliche und stabile Struktur aus. Ausschlaggebend dafür ist ebenfalls die übermächtige Konkurrenz der Fichte einerseits und andererseits die extremen Standortsfaktoren, wie starke Bodenvernässung und damit schlechte Durchlüftung des Bodens, sowie dessen Nährstoffarmut, die ebenfalls durch die Wurzelkonkurrenz der Bäume verstärkt wird.

Sobald man die Wurzelkonkurrenz ausschaltet (Abb. 8.6.27), nimmt in wenigen Jahren die Artenzahl der Zwergstrauch-Krautschicht zu, was sich infolgedessen negativ auf die Moosschichten auswirkt. Die zwei starken NH_4NO_3

Gaben schädigen insbesondere die Moosschicht (Abb. 8.6.27 B 3 und 4), während die Stickstoffdüngung mit gleichzeitiger Kalkung (Abb. 8.6.27 A 4) zu einem starken Anstieg der Artenzahl in der Krautschicht führt (Abb. 8.6.28), aber damit zugleich zu einem Artenverlust der Moosarten. Die neu hinzukommenden Arten der Krautschicht gehören zu 3 neuen ökologischen Gruppen:

1. N-Zeiger *(Rubus idaeus, Chamaenerium angustifolium, Deschampsia caespitosa, Urtica dioica)*

2. Laubwaldarten *(Milium effusum, Festuca altissima)*

3. Farnkräuter *(Dryopteris dilatata, D. carthusianorum)* auf feuchten Böden ohne Staunässe (Abb. 8.6.29).

Bei einem anderen Versuch wurde die gesamte Kraut- und Moosschicht völlig entfernt, aber die Vernässung und schlechte Durchlüftung nicht verändert. Bei I blieb der pH-Wert = 3,5 erhalten, bei II wurde er auf 5,5–6,0 erhöht, bei III wurde außerdem die Wurzelkonkurrenz der Baumwurzeln ausgeschaltet.

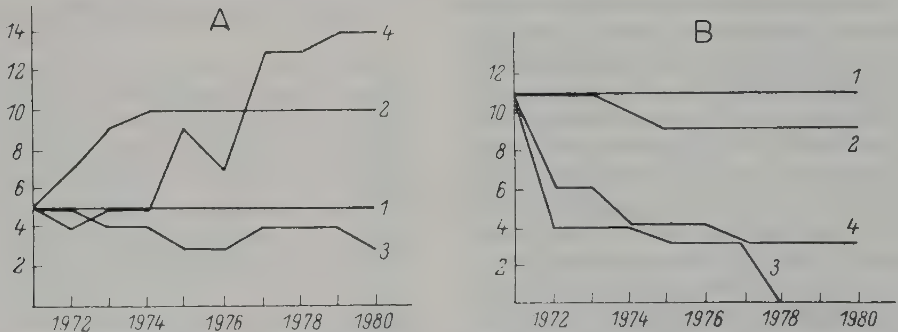


Abb. 8.6.27: Veränderung der Artenzahl in der Zwergstrauch-Krautschicht (A) und in der Moosschicht (B) nach Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz (2), nach Düngung mit NH_4NO_3 (3) oder dieser Düngung mit gleichzeitiger Kalkung (4) im Vergleich zur Kontrolle (1).

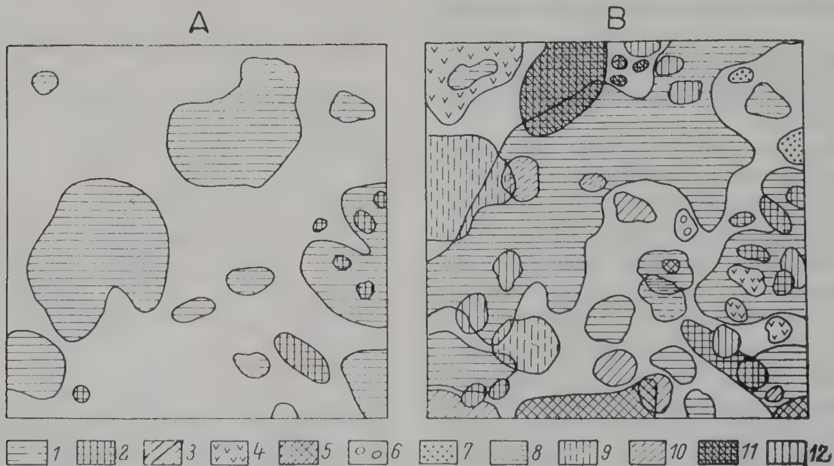


Abb. 8.6.28: Die Veränderung der Krautschicht nach Düngung mit NH_4NO_3 und Kalkung. A = Versuchsbeginn 1971, B = nach neun Jahren (1980). 1 *Vaccinium myrtillus*, 2 *V. vitis-idaea*, 3 *Carex globularis*, 4 *Rubus idaeus*, 5 *Calamagrostis arundinacea*, 6 *Dryopteris dilatata*, 7 *Epilobium palustre*, 8 *Poa nemoralis*, 9 *Agrostis tenuis*, 10 *Dschampsia caespitosa*, 11 *Milium effusum*, 12 *Chamaenerion angustifolium*.
In der Moosschicht verdrängt *Polytrichum commune* das *Sphagnum girgensohnii, Sph. magellanicum, Pleurozium schreberi* und *Hylocomium splendens*.

Nach 8 Jahren wurde folgendes Ergebnis festgestellt:

Bei I (pH = 3,5): Der Boden war wieder 30% bedeckt von *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea* (ersteres 5mal mehr).

Bei II (pH = 5,5–6,0): Der Boden nur 20% bedeckt, wiederum nur die beiden Zwergsträucher etwa im selben Verhältnis.

Bei III (pH = 5,5–6,0 ohne Baumwurzelkonkurrenz), Deckung des Bodens 85–90%, nur *Vaccinium myrtillus* 0,5%, aber 24 Laubwaldarten oder N-Zeiger, dazu 1 Keimling von *Salix caprea,* 1 Keimling von *Betula pubescens* und 18 Keimlinge von *Picea abies*. Wie die Versuchsfläche aussah, zeigt Abb. 8.6.30.

Dieser Versuch beweist sehr eindrucksvoll, wie bestimmend die Wurzelkonkurrenz der Fichtenbäume für die Zusammensetzung der unteren Schichten ist.

Weitere Versuche wurden mit Transplantation von borealen und nemoralen Arten in ein Piceetum myrtillo-sphagnosum nach folgendem Schema durchgeführt:

1. Kontrolle: es wurde nur auf einer 1 × 2 m-Fläche die Kraut- und Moosschicht entfernt.
2. Wurzelkonkurrenz in den oberen 30–35 cm wurde ausgeschaltet.
3. mit NH_4NO_3 gedüngt (3 Gaben insgesamt $200\,kg \cdot ha^{-1}$).
4. Düngung mit $Ca(NO_3)_2$.
5. Reaktion auf pH 6,5–7,0 erhöht (6 t Kreidepulver pro ha).
6. Wurzelkonkurrenz ausgeschaltet und Reaktion erhöht.
7. Reaktion auf pH 6,5–7,0 erhöht und mit $Ca(NO_3)_2$ gedüngt.

Es wurde somit vor allem die N-Versorgung verbessert und die Baumwurzelkonkurrenz ausgeschaltet, aber die starke Vernässung des Bodens nicht verändert.

Auf jede Versuchsparzelle kamen je 25 Exemplare pro m². Die Entwicklung dieser Pflanzen in den folgenden Jahren wurde sehr genau beobachtet und quantitativ ausgewertet. Die Abb. 8.6.31 zeigt die Veränderung der Zahl der Ausläufer in % der Ausgangszahl in den folgenden 5 Jahren. Die Reaktion der nemoralen Arten war sehr einheitlich. Nur bei 6 und 7 war die Entwicklung positiv, bei 1–4 eindeutig negativ und bei 5 fast unverändert. *Festuca* vermehrte sich auf den Versuchsparzellen sogar durch Samen, wenn die N-Versorgung gesichert war, obgleich die Bodenvernässung nicht beseitigt wurde.

Anders verhielten sich die verpflanzten borealen Elemente *Trientalis* und *Maianthemum:* Abb. 8.6.32 zeigt, daß die Reaktion auf die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz (2) und eine Düngung mit $Ca(NO_3)_2$ ohne Änderung des pH-Wertes gleich günstig war, bei *Trientalis* auch auf eine Erhöhung des pH-Wertes mit $Ca(NO_3)_2$-Düngung (bei *Maianthemum* nicht geprüft).



Abb. 8.6.29: Versuchsfläche im 9. Jahr nach Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz. Es dominieren *Dryopteris dilatata* und *Polytrichum commune* (andere Moose starben durch Beschattung).



Abb. 8.6.30: Versuchsfläche nach 8 Jahren, nachdem die Zwergstrauch- und Moosschicht entfernt wurde, eine Erhöhung des pH-Wertes auf 5,5–6,0 erfolgte und die Baumwurzelkonkurrenz ausgeschaltet wurde.

Die beschriebenen Versuche wurden in dem Piceetum myrtillo-sphagnosum mit sehr ungünstigen Bodenverhältnissen durchgeführt. In der Reihe von den Piceeta hylocomiosa zu den P. nemoraliosa steigt die Artenzahl in der Krautschicht stark an, was man meist auf die bessere Bodenbeschaffenheit (Moderböden) und auf die bessere N-Versorgung zurückführt. Doch mußte auch in diesem Falle die Bedeutung der Baumwurzelkonkurrenz nachgeprüft werden.

Die Versuche wurden mit der nemoralen Art *Festuca altissima* und der borealen *Trientalis europaea* ausgeführt und zwar in einem Piceetum myrtillosum (hylocomiosa-Gruppe) und einem P. asperulo-tiliosum (nemoraliosa-Grup-

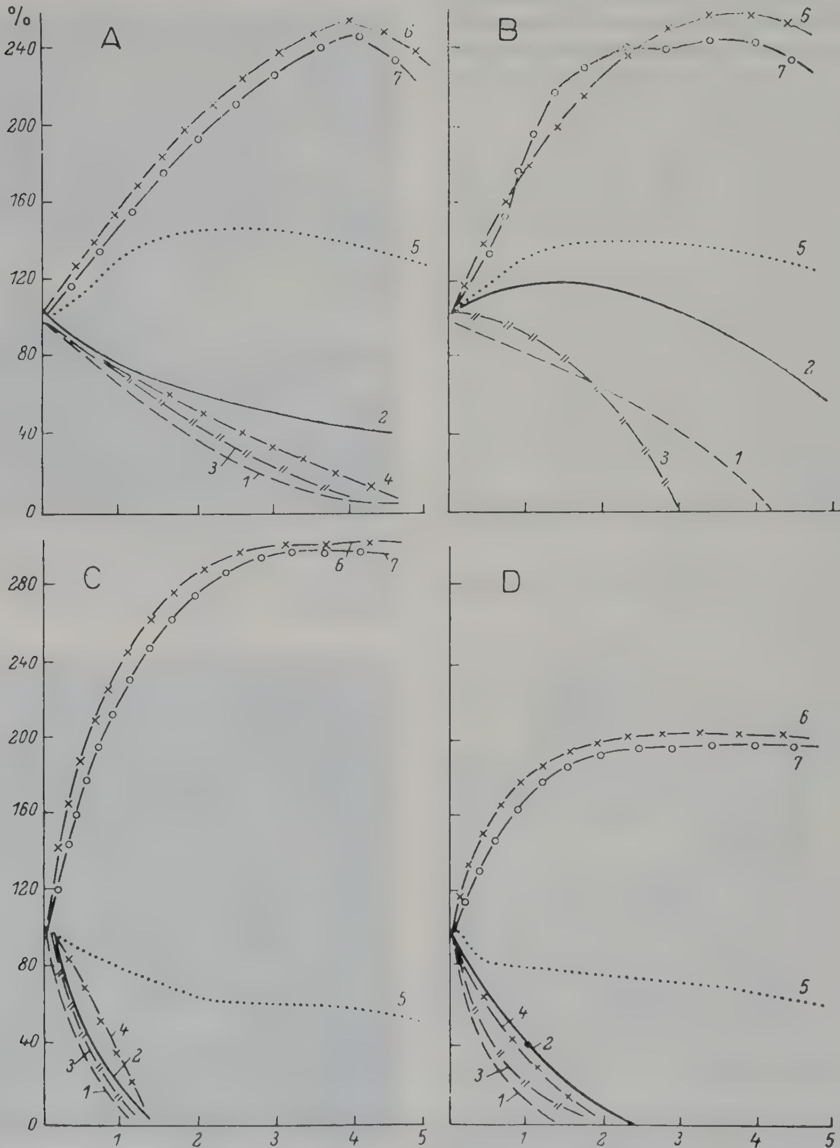


Abb. 8.6.31: Die Ausbildung von Ausläufern (Ordinate) in % der Ausgangszahl (= 100%) bei nemoralen Arten im Laufe von 5 Jahren unter den im Text für 2–7 beschriebenen Versuchsbedingungen (1 Kontrolle). Abszisse = Jahre nach Versuchsbeginn. A = *Festuca altissima*, B = *Milium effusum*, C = *Pulmonaria obscura*, D = *Aegopodium podagraria*.

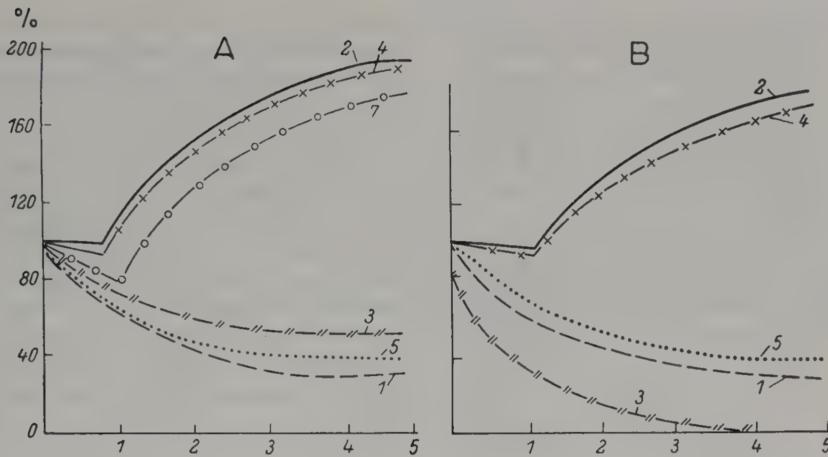


Abb. 8.6.32: Dieselbe Versuchsanstellung wie bei Abb. 8.6.31, aber mit borealen Arten: A = *Trientalis europaea*, B = *Maianthemum bifolium*.

pe). Die Ergebnisse sind aus Abb. 8.6.33 zu ersehen. Die Düngermenge war beim P. myrtillosum 200 kg · ha^{-1}, beim P. asperulo-tiliosum nur 120 kg · ha^{-1}.

Bei *Festuca* wirkt sich die Ausschaltung der Konkurrenz (2) bei A ebenso günstig aus wie die Düngung mit $Ca(NO_3)_2$ (4), bei B letztere bedeutend günstiger.

Bei *Trientalis* wirkt sich bei C nur die Düngung mit $Ca(NO_3)_2$ (4) günstig aus, auf den anderen Parzellen ist die Wirkung nicht eindeutig, bei *Trientalis* D stets ungünstig. Auf Abb. 8.6.34 wird vom selben Versuch die lufttrockene Masse (in g) sowohl der Sprosse als auch der Wurzeln angegeben. Das Resultat ist im wesentlichen das gleiche. Die Wurzeln reagieren ähnlich wie die Sprosse. Wenn sich bei *Trientalis* die N-Düngung im P. asperulo-tilietosum negativ auswirkt, so kann das auf die Unterdrückung durch die anderen Arten zurückzuführen sein, die durch die Düngung besonders stark gefördert werden.

Untersuchung der Photosynthese bei Zwergsträuchern und krautigen Arten der Fichtenwälder

Untersucht wurden die Tageskurven der CO_2-Assimilation von *Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella, Trientalis europaea, Maianthemum bifolium,* und der nemoralen Arten *Pulmonaria obscura, Aegopodium podagraria,* sowie *Festuca altissima.*

Die Versuche wurden mit nicht klimatisierten Kammern durchgeführt, aber die Temperatur in den Kammern wurde gemessen. Da es sich um Kräuter am Waldboden handelt, ist eine Überhitzung unwahrscheinlich. In den Mittagsstunden (10–16 h) betrug die Temperatur in der Kammer 22–23 °C und war im allgemeinen nicht höher als die Lufttemperatur außen. Die CO_2-Bestimmung erfolgte mit einer URAS-Apparatur.

Bei allen Kurven auf Abb. 8.6.35 verläuft die Photosynthesekurve ziemlich parallel zu der Lichtintensitätskurve, wobei kurze Lichtflecke von *Maianthemum* und *Trientalis* nicht ausgenutzt werden. Die CO_2-Assimilation weist ein flaches Maximum um 12–16 h auf. Die Tagesassimilation beträgt 19–26 mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot d^{-1}$ oder 2,5–5,3 mg CO_2 pro Einzelpflanze. Während einer Trockenzeit 1979, als es einen Monat nicht regnete, fiel die CO_2-Assimilation bei *Oxalis* auf 20% der normalen. Im Gegensatz zu den genannten krautigen Arten reagiert der Zwergstrauch *Vaccinium myrtillus* sehr deutlich auf Lichtflecke, deren Intensität im einzelnen sehr stark variiert (Abb. 8.6.36).

Abb. 8.6.37 zeigt die Abhängigkeit der CO_2-Aufnahme von der Lichtintensität in kLux (Abszisse). Die Lichtsättigung wird bei allen Arten schon bei etwa 5000 Lux fast erreicht. Die maximale CO_2-Aufnahme beträgt bei den meisten um 6 mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$, bei *Pulmonaria* etwas weniger, bei *Aegopodium* etwas mehr, bei *Festuca* um 7 mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$.

Alle untersuchten Arten vertragen die Beschattung gut. Der Lichtkompensationspunkt liegt bei 200–300 Lux. Die Photosynthese-Fähigkeit nimmt mit dem Alter der Blätter ab. Bei

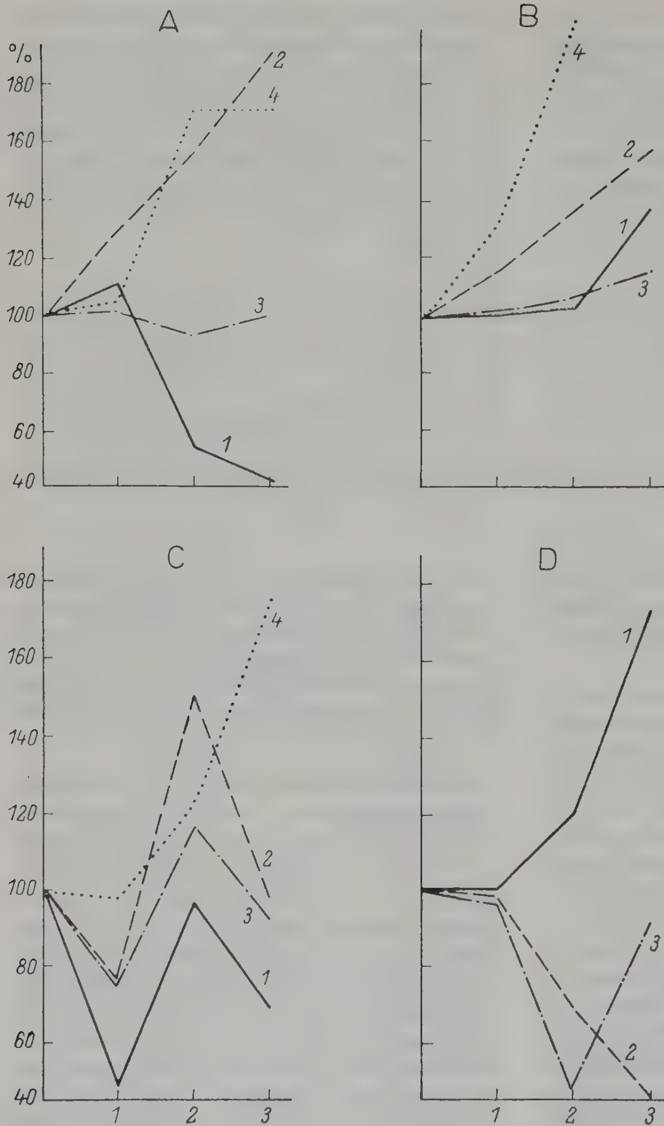


Abb. 8.6.33: Ausläuferbildung in % der Ausgangszahl bei *Festuca altissima* (A und B) und *Trientalis europaea* (C und D). A und C im Piceetum myrtillosum, B und D im P. asperulo-tiliosum. 1 Kontrolle, 2 Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz, 3 Düngung mit NH_4NO_3, 4 Düngung mit Nitraten. Abszisse-Versuchsjahre.

Vaccinium assimilieren die jungen Blätter bis Mitte Mai sehr schwach, ab Ende Mai bis Mitte August optimal und dann wieder wegen Alterung schwächer, um in der zweiten Hälfte des September langsam zu vergilben. Ähnlich verhält sich *Oxalis*, aber es werden mehrere Generationen von Blättern während einer Vegetationszeit gebildet, erst nach 21–24 Entwicklungstagen wird die endgültige Photosynthese-Aktivität erreicht. Die Herbstblätter überwintern meist und beginnen schon im April CO_2 zu assimilieren, allerdings relativ schwach. Bei *Maianthemum* und *Trientalis* ist die Dauer der CO_2-Assimilation begrenzt. Das Maximum wird im Juni bis Anfang Juli, bei *Trientalis* im Juni erreicht. Dann altern die Blätter und sterben im August ab.

Die Tagesgänge der Photosynthese der nemoralen Arten sind auf Abb. 8.6.38 abgebildet. Sie unterscheiden sich kaum von denen der borealen Arten. Diese nemoralen Arten der Fichtenwälder besitzen jedoch eine jahreszeitliche Änderung der Photosynthese-Aktivität, die für Laubwaldarten bezeichnend ist. Bei *Pulmonaria*

z. B. sind die Frühlingsblätter der blühenden Sprosse am aktivsten, die Sommerblätter dagegen weniger, dasselbe gilt für *Aegopodium* (vgl. Bd. 1, p. 56–58). Im allgemeinen passen sich jedoch die Arten an die mehr gleichmäßige Beleuchtung der Fichtenwälder und das Fehlen der Frühlingslichtphase an. *Festuca* verhält sich ähnlich wie die borealen Arten (Tabelle 8.13).

Oxalis verhält sich anders, wenn diese Art in Fichtenwäldern unter der Farnschicht wächst. Die im Herbst unter besonders ungünstigen Lichtverhältnissen gebildeten Blätter passen sich an diese an (Abb. 8.6.39). Die Lichtintensität unter den Farnkräutern beträgt nur 1,3% des Tageslichts.

Der Einfluß der Baumwurzelkonkurrenz auf die Photosynthese der Krautschicht der Fichtenwälder

Versuche mit *Festuca altissima* zeigten, daß die Baumwurzelkonkurrenz eine um so größere Rolle spielt, je ungünstiger die Bodenverhältnisse sind (Abb. 8.6.40). Ausschaltung derselben wirkt sich deshalb im Piceetum myrtillo-sphagnosum sehr stark aus, im P. asperulo-tiliosum dagegen kaum; im letzteren spielen die Lichtverhältnisse eine größere Rolle, aber auch die N-Düngung ist auf den gut dränierten Böden ohne Staunässe sehr wirkungsvoll. Auf kurzfristige Änderungen der Lichtintensität (Lichtflecke am Boden) reagieren die krautigen Arten, wie erwähnt, kaum, aber die jungen Fichten sehr rasch, schon nach 3–4 Minuten, dagegen *Oxalis* erst in 30–35 Minuten bei einem Anstieg der Lichtintensität um 1000–2000 Lux (bei höherem Ansteigen nach 20 Minuten). Lichtflecke sind deshalb für die Fichte von Bedeutung.

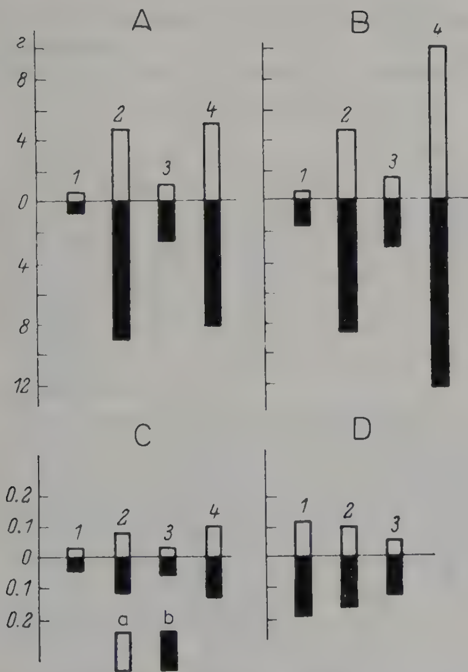


Abb. 8.6.34: Derselbe Versuch wie auf Abb. 8.6.33, nur wird in diesem Falle die gebildete lufttrockene Biomasse angegeben (a = oberirdische, b = unterirdische).

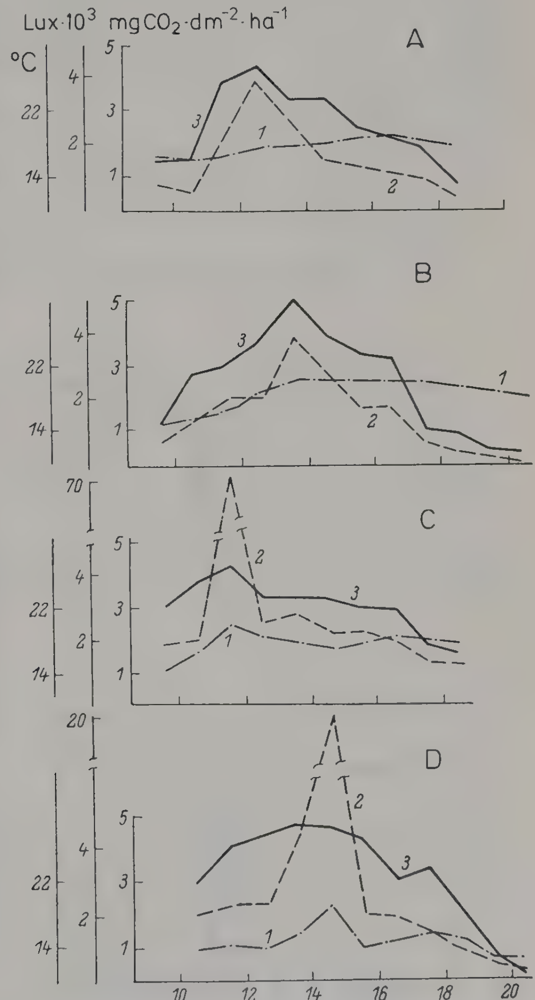


Abb. 8.6.35: Tageskurve der CO_2-Assimilation von *Vaccinium myrtillus* (A), *Oxalis acetosella* (B), *Maianthemum bifolium* (C) und *Trientalis europaea* (D). 1 Lufttemperatur, 2 Lichtintensität in kLux, 3 CO_2-Assimilation ($mgCO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$). Abszisse Tageszeit.

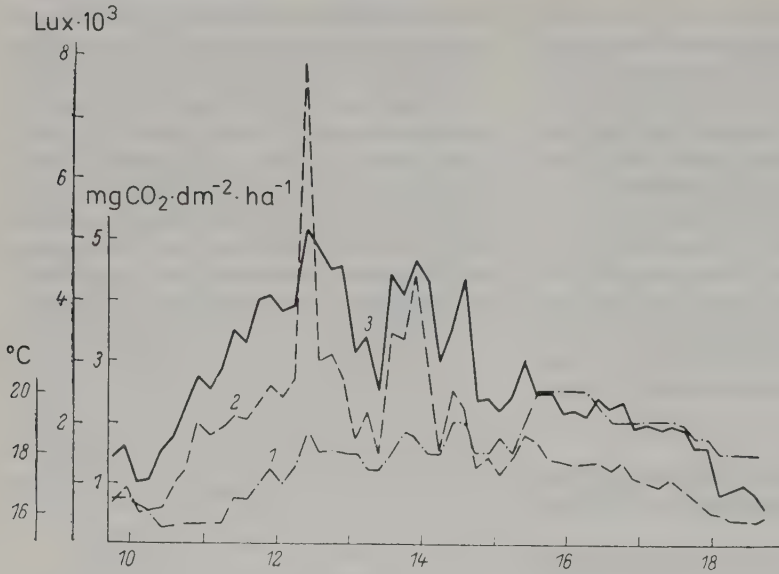


Abb. 8.6.36: Tagesgang der CO_2-Assimilation von *Vaccinium myrtillus*. Sonstige Bezeichnung wie bei Abb. 8.6.35.

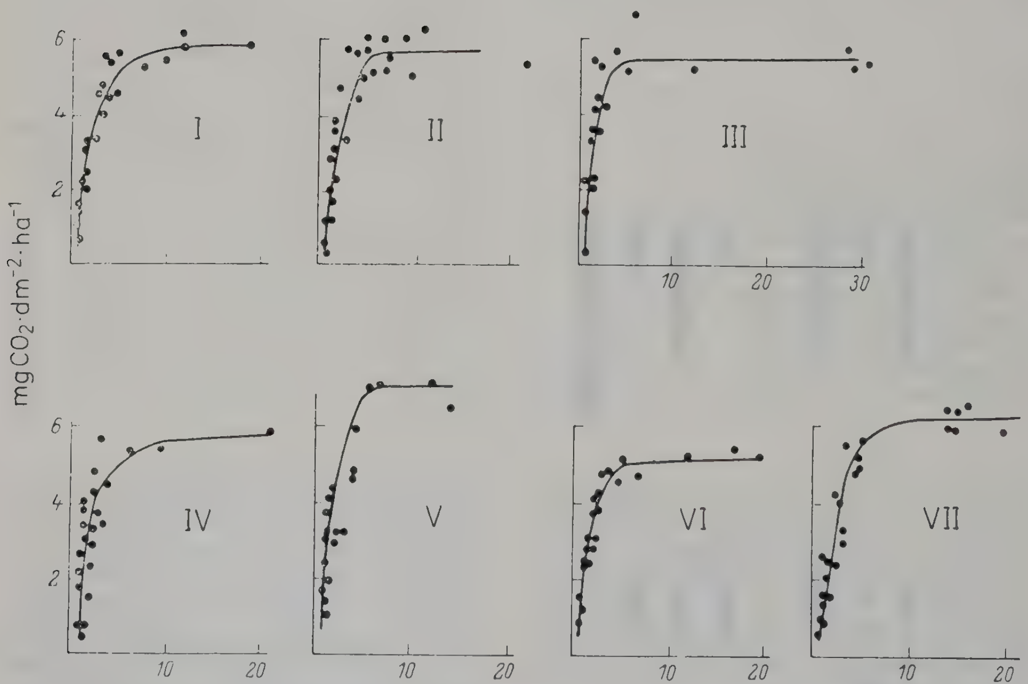


Abb. 8.6.37: Abhängigkeit der Photosynthese von der Lichtintensität bei *Vaccinium myrtillus* (I), *Oxalis acetosella* (II), *Maianthemum bifolium* (III), *Trientalis europaea* (IV), *Festuca altissima* (V), *Pulmonaria obscura* (VI) und *Aegopodium podagraria* (VII).
Ordinate: $mgCO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$, Abszisse: Lichtintensität in Lux · 10^3.

Tab. 8.13: CO_2-Assimilation verschiedener Waldkräuter. Zahlen über dem Strich = Lichtsättigung in Lux · 10^3, Zahlen unter dem Strich = Photosyntheseintensität (in mg $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$) jeweils in den 3 Dekaden jeden Monats (April–September)

Pflanzenart	IV April	V Mai	VI Juni	VII Juli	VIII August	IX September
Oxalis acetosella	4,0*/1,1	6,0/4,5	6,0/5,7	6,0/5,7	6,0/5,7	4,0/3,0
Trientalis europaea	–	3,0/0,95	6,0/5,5	2,6/1,5		
Majanthemum bifolium	–	12,0/3,6	9,0/6,0	12,0/5,5	10,0/2,7	
Vaccinium myrtillus	–	9,0/4,0	12,0/5,7	12,0/5,7	8,0/4,6	4,0/0,9
Pulmonaria obscura	–	18,0**/9,0	16,0**/6,8	5,0/5,1	5,0/5,0	5,0/2,7
Aegopodium podagraria	–	18,0/7,0	12,0/6,5	6,0/5,0	6,0/4,7	6,0/2,7
Festuca altissima	–	3,0/1,5	6,0/7,0	6,0/6,5	6,0/6,1	5,0/2,5

* Vorjährige Blätter.
** Bestimmung in der ersten Dekade vom Mai und Juni bei Blättern der generativen Sprosse.

Der Wasserhaushalt der Zwergstrauch- und Krautschicht

Über die für den Wasserhaushalt wesentlichen physiologischen Größen gibt die Tabelle 8.14 Auskunft.

Die gemessenen Werte zeigen, daß bei dem humiden Klima die Wasserversorgung keine Schwierigkeiten bereitet. Nur in kurzen episodischen Trockenperioden kann sich ein gewisser Mangel vorübergehend bemerkbar machen. Die Saugspannung (– Wasserpotential) liegt nur bei Zwergsträuchern um 10 bar (bis etwas über 13 bar), bei den Kräutern wesentlich tiefer, meist um 5 bar.

Demgegenüber betrug der potentielle osmotische Druck (– osmotisches Potential) der Fichtennadeln bei Bäumen der II–III Bonität um 25 bar, bei solchen IV Bonität um 20 bar und die Saugspannung (– Wasserpotential) über 14 bar.

Selbst die Saugkraft (– Wasserpotential) der Wurzeln in den feuchten Bodenschichten war im Mittel 4,0–4,3 bar (bis 7,2 bar).

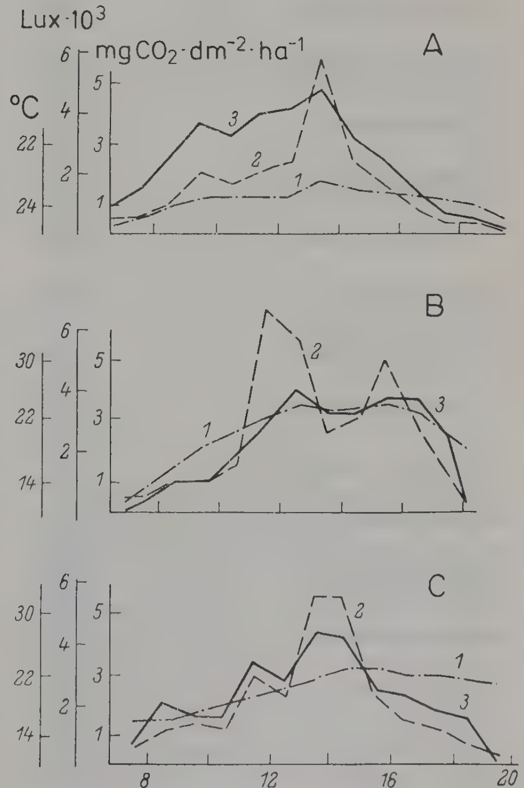


Abb. 8.6.38: Tagesgang der Photosynthese von *Pulmonaria obscura* (A), *Aegopodium podagraria* (B) und *Festuca altissima* (C). Bezeichnungen wie bei Abb. 8.6.35.

Tab. 8.14: Wasserhaushalt der Zwergsträucher und Kräuter bei ausreichender Wasserversorgung:
A Intensität der Transpiration ($mg \cdot g\ FG^{-1} \cdot h^{-1}$)
B Wasserdefizit um 13–14 h (in %)
C Saugspannung (– Wasserpotential) der Blätter um 13–14 h (in atm)
D Potentieller osmotischer Druck (– osmot. Potential) des Blattpreßsaftes (in atm)
Mittelwerte über dem Strich, Extremwerte unter dem Strich an den einzelnen Versuchstagen.
* diesjährige Ausläufer

1–2 aus P. myrtillo-sphagnosum 3–9 aus P. oxalido-myrtillosum 10–22 aus P. asperulo-tiliosum	A	B	C	D
1. *Vaccinium myrtillus**	275 84–454	5,5 2,0–10,0	9,2 5,4–13,5	17,2 14,8–19,5
2. *V. vitis-idaea**	116 45–195	4,2 1,2–6,6	6,5 4,1–8,4	16,7 13,2–19,4
3. *V. myrtillus**	282 86–435	5,3 1,4–10,5	10,6 6,8–13,3	16,0 12,0–18,7
4. *V. vitis-idaea**	105 33–180	4,3 1,7–6,5	7,2 4,7–9,4	16,4 14,1–19,1
5. *Oxalis acetosella*	83 27–147	2,7 0,6–4,9	4,0 2,8–6,2	13,5 10,8–15,1
6. *Maianthemum bifolium*	136 47–238	5,0 2,2–6,9	5,7 4,4–7,2	13,5 11,9–14,2
7. *Trientalis europaea*	118 40–222	4,5 1,8–6,4	4,9 2,7–7,0	12,8 10,2–14,8
8. *Luzula pilosa*	94 57–193	5,5 0,6–9,8	5,1 4,3–6,2	14,3 10,6–17,6
9. *Dryopteris dilatata*	113 68–172	5,0 1,6–12,2	6,0 4,2–7,3	13,2 10,7–14,9
10. *Vaccinium myrtillus*	248 63–389	4,9 1,2–9,4	9,7 4,3–12,9	16,2 11,8–18,5
11. *Oxalis acetosella*	75 28–144	2,9 0,5–5,7	3,8 3,0–5,0	13,1 11,1–16,3
12. *Maianthemum bifolium*	157 46–243	3,5 1,2–5,9	5,2 4,0–6,8	12,8 10,1–13,7
13. *Trientalis europaea*	144 56–235	3,8 1,3–5,6	4,6 3,1–6,4	12,3 9,5–14,4
14. *Luzula pilosa*	88 52–185	6,0 0,6–14,5	5,1 3,8–6,4	14,0 10,7–16,7
15. *Dryopteris dilatata*	107 59–166	4,3 1,2–9,2	5,8 4,4–6,8	13,4 10,0–15,8
16. *Pulmonaria obscura*	172 83–317	3,6 1,0–9,9	2,6 1,2–3,6	9,5 7,1–12,0
17. *Lamiastrum galeobdolon*	128 59–244	3,4 1,3–8,0	5,0 2,8–6,6	13,5 10,8–16,2
18. *Asperula odorata*	124 60–228	3,8 0,9–7,5	4,8 2,6–5,9	11,0 7,7–13,3
19. *Stellaria holostea*	138 75–283	3,7 1,5–6,9	4,9 2,5–6,3	12,0 8,3–13,9
20. *Festuca altissima*	165 43–296	3,1 0,2–6,7	5,1 3,3–6,5	16,8 12,0–21,5
21. *Milium effusum*	153 55–311	3,3 0,7–5,6	4,0 2,4–6,2	14,7 9,3–19,0
22. *Asarum europaeum*	90 33–219	4,1 0,8–6,1	5,4 3,5–6,8	10,3 8,2–13,5

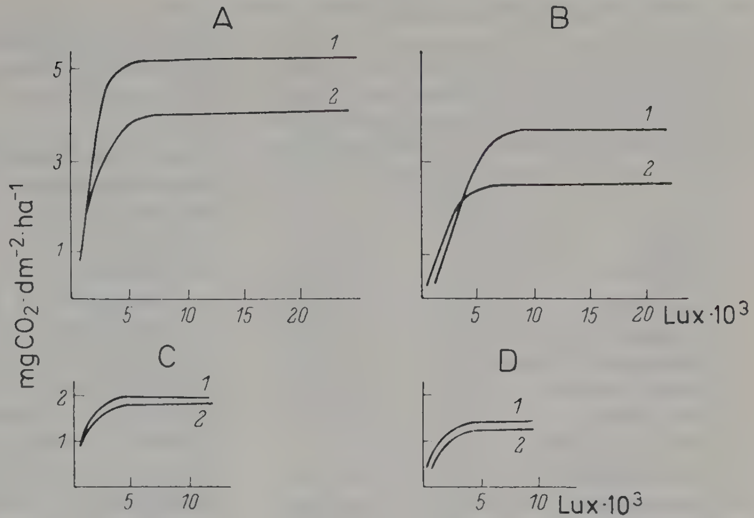


Abb. 8.6.39: CO_2-Assimilationskurve (mgCO_2 · dm^{-2} · h^{-1}) von *Oxalis acetosella*: 1 aus Beständen bei Dominanz von *Oxalis* und 2 bei Dominanz von *Dryopteris austriaca* in Abhängigkeit von der Lichtintensität in Lux · 10^3 (Abszisse). A = im Juli, B = im August, C = im September, D = im Oktober. Die Pflanzen, die unter *Dryopteris* wachsen, sind an besonders tiefen Schatten angepaßt.

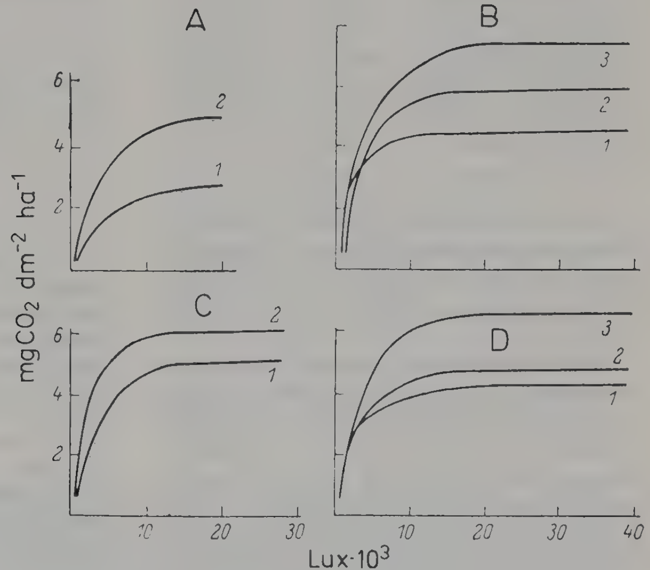


Abb. 8.6.40: CO_2-Assimilationskurven von *Fetuca altissima* im Piceetum myrtillo-sphagnosum (A), P. myrtillosum (B), P. dryoptero-oxalidosum (C) und P. asperulo-tiliosum (D). 1 Kontrolle, 2 Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz, 3 N-Düngung.

Angaben der Wurzelsaugkräfte von Kräutern werden nicht gemacht. Sie dürften aber kaum meßbar sein. Daraus folgt, daß die Wurzeln der Kräuter in bezug auf die Wasseraufnahme, aber auch der gelösten Nährstoffe (vor allem Stickstoff) mit den Baumwurzeln nicht konkurrieren können, vor allem bei hohem Grundwasser, wenn alle aktiven Wurzeln der Fichte und der Zwergsträucher sowie Kräuter auf die oberste noch durchlüftete Bodenschicht beschränkt sind.

In Trockenperioden dagegen können die Zwergsträucher und Kräuter unter akuten Wassermangel leiden und welken. Denn aus der Tabelle 8.15 geht hervor, daß die Saugspannung (– Wasserpotential) der Blätter sehr hohe Werte erreicht, die denen des potentiellen osmotischen Druckes entsprechen (Unterschiede innerhalb der Fehlergrößen).

Die Blätter von *Oxalis* sterben bei Defiziten von 15–23% schon ab. Der maximale potent. osmot. Druck liegt bei 17 bar. Auch bei *Trienta-*

Tab. 8.15: A = Maximale Wasserdefizite (in %), B = Saugspannungswerte (– Wasserpotential) in atm und C = potentieller osmotischer Druck (– osmot. Potential) in atm bei Blättern von Fichtenwaldpflanzen in Trockenperioden. Arten: 1 aus dem Piceetum myrtillo-sphagnosum, 2–7 aus dem P. oxalido-myrtillosum und 8–17 aus dem P. asperulo-tiliosum

Pflanzenarten	A	B	C
1. *Vaccinium myrtillus*	25,7	24,8	23,2
2. *V. myrtillus*	38,4	26,3	24,2
3. *Oxalis acetosella*	23,2	11,7	17,0
4. *Maianthemum bifolium*	47,6	18,6	17,7
5. *Trientalis europaea*	42,5	17,0	16,8
6. *Luzula pilosa*	49,1	22,8	21,9
7. *Dryopteris dilatata*	21,4	15,7	17,4
8. *Vaccinium myrtillus*	20,5	19,8	20,9
9. *Oxalis acetosella*	17,5	9,6	16,8
10. *Maianthemum bifolium*	34,6	14,9	15,2
11. *Trientalis europaea*	35,3	16,1	16,6
12. *Luzula pilosa*	32,2	18,4	18,2
13. *Dryopteris austriaca*	16,3	13,8	16,8
14. *Pulmonaria obscura*	24,5	11,0	13,5
15. *Lamiastrum galeobdolon*	29,1	17,5	18,3
16. *Stellaria holostea*	30,6	14,4	16,5
17. *Festuca altissima*	21,3	22,1	24,8

lis dürfte es sich um letale Werte handeln. Der Wassermangel macht sich bei den Kräutern weniger bemerkbar, wenn sie auf den Probeflächen vor der Konkurrenz der Baumwurzeln geschützt sind.

Wir wollen in diesem Zusammenhang auf die Feststellung von Slavikova (1965, 1966) in Laubwäldern hinweisen. In diesen ist die Saugspannung (– Wasserpotential) der Wurzeln von Kräutern niedriger als die der Baumwurzeln. Infolgedessen nehmen die Bäume an der Trokkengrenze ihrer Verbreitung alles im Boden vorhandene Wasser für sich in Anspruch. Das gilt auch für die Buchenwälder, die dann keinen Krautunterwuchs haben – man spricht von einem «Fagetum nudum». Dasselbe gilt auch für die Nadelwälder. Wir haben ein solches «Abietetum nudum» in Nordanatolien an der Trokkengrenze gesehen, ebenso ein «Pinetum halepensis nudum» im Taurus-Gebirge an der Grenze zur Steppe. Sobald aber in diesen Wäldern eine kleine Lichtung vorhanden war, also die Baumwurzelkonkurrenz fehlte, waren die Arten des Unterwuchses vorhanden. Ein weiteres Beispiel sind die Pineta cladinosa Finnlands des Zonobioms VIII auf flachgründigen Granitböden oder auf sehr trockenen Sandböden, in deren Unterwuchs man nur Flechten findet, die nicht auf das Bodenwasser angewiesen sind. Wenn man von diesen absieht, handelt es sich auch um den Typus «Pinetum nudum».

Einfluß der Baumwurzelkonkurrenz auf die Stickstoffversorgung der Zwergsträucher und Kräuter

Bei *Festuca altissima* wirkt sich in Trockenzeiten die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz auf den Wasserhaushalt günstig aus, dagegen eine N-Düngung ungünstig, weil das Wachstum auch der Bäume stark angeregt wird, was einen erhöhten Wasserverbrauch zur Folge hat (vgl. Tab. 8.16). Im allgemeinen steigt der N-Gehalt der Blätter bei den Kräutern nach Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz an (Tab. 8.17). Bei gleichen pH-Werten des Bodens verbessert sich somit die N-Versorgung der Kräuter (bei Zwergsträuchern nicht gemessen).

Tab. 8.16: *Festuca altissima:* WD = Wasserdefizit der Blätter (in %), π^* = potentieller osmotischer Druck (in atm) unter verschiedenen Versuchsbedingungen

	Feuchte Periode		Trockene Periode	
	WD	π^*	WD	π^*
Piceetum myrtillosum, pH 5,5–6,0				
Kontrolle	2,0	14,7	26,3	24,0
Ohne Baumwurzelkonkurrenz	1,8	11,3	15,2	12,8
Nur Stickstoffdüngung	2,1	16,2	20,5	22,6
Piceetum myrtillo-sphagnosum, pH = 6,5				
Kontrolle	3,1	15,0	17,9	20,7
Ohne Baumwurzelkonkurrenz	3,4	14,9	13,5	16,1
Nur Stickstoffdüngung	3,9	25,1	21,8	30,1

Faktoren, die auf die Zusammensetzung der Moosschicht einwirken

Es wurden im Gelände die Wettbewerbsverhältnisse der Moosschicht mit den anderen Schichten untersucht. Die Moose müssen sich mit den von den Höheren Pflanzen nicht ausgenutzten Nischen begnügen. Deswegen herrschen sie in den ungünstigen Fichtenwaldtypen mit geringem Unterwuchs vor. Tab. 8.18 zeigt das deutlich.

Die Zahl der Moosarten ist beim Pic. asperulo-tiliosum am höchsten, aber der Masse nach

Tab. 8.17: Stickstoffgehalt der Blätter (N in %) von borealen und nemoralen Arten bei kritisch niedrigen (erste Zahl) und optimalen (zweite Zahl) pH-Werten des Bodens

Pflanzenart	Kontrolle		Ohne Baumwurzelkonkurrenz	
	pH	N	pH	N
Vaccinium myrtillus	3,3–5,5	0,72–0,95		
V. vitis-idaea	3,3–5,5	0,93–1,17		
Oxalis acetosella	3,3–5,7	1,27–2,62	3,3–5,5	2,58–3,68
Maianthemum bifolium	3,3–5,1	1,52–1,72	3,3–5,5	2,19–2,01
Trientalis europaea	3,3–5,5	1,06–1,61	3,3–5,5	1,96–2,59
Festuca altissima	5,1–5,5	1,23–1,54	3,3–5,5	1,89–3,56
Milium effusum	4,5–5,5	1,56–2,02	3,3–5,5	
Pulmonaria obscura	5,3–5,7	1,56–2,02	3,9–5,7	2,45–3,06
Aegopodium podagraria	5,3–5,7	2,11	3,9–5,7	2,88–2,41
Rubus idaeus	3,3–5,5	1,16–2,06	3,0–5,5	2,12

Tab. 8.18: Die Entwicklung der Moosschichten in verschiedenen Fichtenwaldtypen: A = Piceetum myrtillo-sphagnosum, B = P. oxalido-myrtillosum und C = P. asperulo-tiliosum

	A	B	C
Bodenbedeckung (%)	70–75	20–25	15–20
Artenzahl	38	55	66
Grüne, assimilierende Phytomasse ($kg \cdot ha^{-1}$)	1832,5	972,5	240,7

am geringsten. (Genaue Liste der Moose auf S. 296–298 in der Originalarbeit). Der Lichtgenuß der Moose in % des Tageslichts steigt mit der Ungunst des Biotops von 0,5–1,3% im Mischwald (Pic. tilio-nemoraliosum) bis auf 10–12% im Pic. cariceto-sphagnosum – im Grenzbereich zum Hochmoor.

Am besten entwickelt sich die Moosschicht dort, wo die Fichte die Zwergstrauch- und Krautschicht unterdrückt, z. B. auf den sauren, armen Böden, wo sich *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens* und *Plagiothecium* ausbreiten, aber auch auf nassen Böden mit hohem Grundwasserstand, wo *Sphagnum* und *Polytrichum* deckend die Konkurrenten mit Erfolg unterdrücken, was experimentell bewiesen wurde.

Zwischenschichtliche Beziehungen

Die Versuche wurden in 5facher Wiederholung auf 200 je ein Quadratmeter großen Probeflächen ausgeführt. Ausgezählt wurden die Moose auf je 10 × 10 cm Flächen. Der Zuwachs wurde auf 32,4 cm² großen Kreisflächen bestimmt (Mittel aus 20 Proben). Die Fichtenwurzeln unterdrücken *Polytrichum commune* stärker als *Sphagnum girgensohnii* (Abb. 8.6.41). Noch deutli-

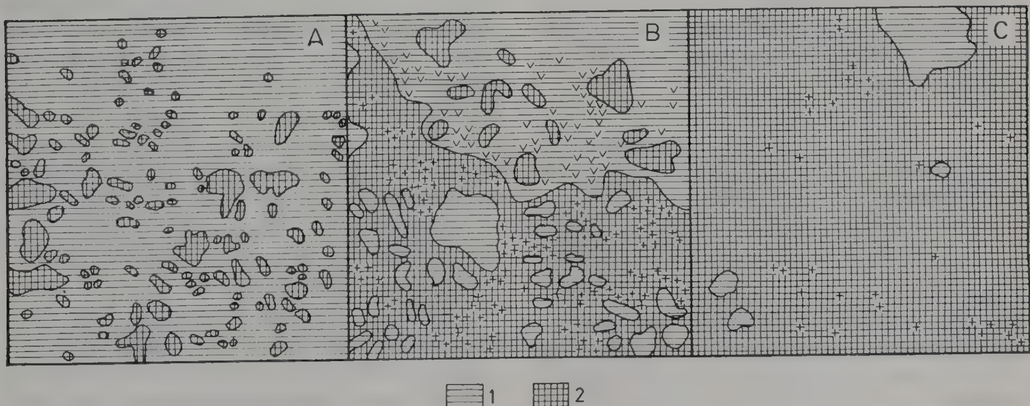


Abb. 8.6.41: Veränderung der Struktur der Moosschicht nach Ausschaltung der Baumwurzel-Konkurrenz. A = Versuchsbeginn 1970, B = im Jahre 1974, C = im Jahre 1979. 1 *Sphagnum girgensohnii*, 2 *Polytrichum commune*, + = einzelne Moospflänzchen.

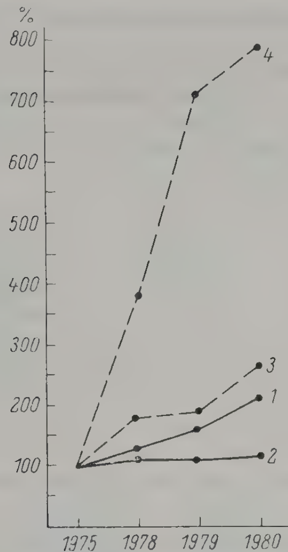


Abb. 8.6.42: Zunahme der Zahl der Moospflänzchen in % der Ausgangszahl (= 100%). 1 und 3 *Sphagnum girgensohnii*, 2 und 4 *Polytrichum commune* (1 und 2 Kontrolle), 3 und 4 Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz 1975.

cher geht das aus Abb. 8.6.42 hervor. Durch die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz tritt eine stärkere Vernässung des Bodens ein, die das Wachstum der Moose begünstigt, wobei *Polytrichum* rascher in die Höhe wächst, wodurch *Sphagnum* weniger Licht erhält und immer mehr unterdrückt wird. *Also reguliert die Fichte den Wettbewerb zwischen den Moosarten,* denn ihre Wurzeln entziehen dem Boden viel Wasser, was sich vor allem in regenlosen Perioden auswirkt, wenn sich der Wassergehalt der Moose nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz deutlich erhöht, während das bei regnerischem Wetter kaum der Fall ist.

Die Veränderung der Zuwachsgrößen nach der Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz ist aus Tab. 8.19 zu ersehen.

Aber auch zwischen den *Sphagnum*-Arten besteht ein Wettbewerb. Abb. 8.6.43 zeigt, daß *Sphagnum girgensohnii* nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz das *Sphagnum magellanicum* verdrängt auf welche Weise, das wurde nicht untersucht (wahrscheinlich, weil es rascher in die Höhe wächst).

In den Moospolstern beträgt schon in 2–3 cm Tiefe die Lichtintensität nur 0,6% des Tageslichtes. Da das Höhenwachstum von *Polytrichum* größer ist, als das von Fichtenkeimlingen, werden letztere im 3. Jahr überwachsen und sterben aus Lichtmangel ab (Abb. 8.6.44). In trockenen Jahren wachsen die Moose kaum und die Keimlinge sind im Vorteil. Sie behaupten sich dann auch in den Lücken der Moosdecke.

Zusammenfassende Betrachtungen

Überblickt man nochmals die vielen neuen Tatsachen, die von Karpov und seinen Mitarbeitern bei der Untersuchung der verschiedenen Typen der natürlichen Fichtenwald-Typen erarbeitet wurden, so muß man feststellen, daß durch diese zum ersten Mal in sehr eindrucksvoller Weise die überragende Bedeutung der Wettbewerbsverhältnisse im Boden für die Struktur der Fichtenwald-Ökosysteme nachgewiesen wurde.

Die obere Baumschicht aus Fichten ist die bestimmende Komponente für das ganze Ökosystem, wobei die unteren Schichten weniger durch die Beschattung beeinflußt werden, als man bisher annahm, sondern vielmehr durch den Wettbewerb ihrer Wurzelsysteme im Boden. Durch sie werden dem Boden die für die Baumschicht notwendigen Wassermengen und Nährstoffelemente entnommen. Der gesamte Unterwuchs muß sich mit dem begnügen, was

Tab. 8.19: Linearer Zuwachs (in cm) von *Sphagnum girgensohnii* und *Polytrichum commune* im 2. bis 5. Jahr nach Versuchsbeginn. N = Zahl der Messungen. Versuch = Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz auf der Versuchsfläche

	N	1977	1978	1979
Kontrolle				
Sphagnum	500	5,80 ± 0,05	3,20 ± 0,04	3,43 ± 0,05
Polytrichum	320	5,98 ± 0,26	9,17 ± 0,19	8,05 ± 0,19
Versuch				
Sphagnum	500	6,50 ± 0,08	3,92 ± 0,05	3,98 ± 0,05
Polytrichum	300	6,36 ± 0,26	9,49 ± 0,17	9,39 ± 0,15

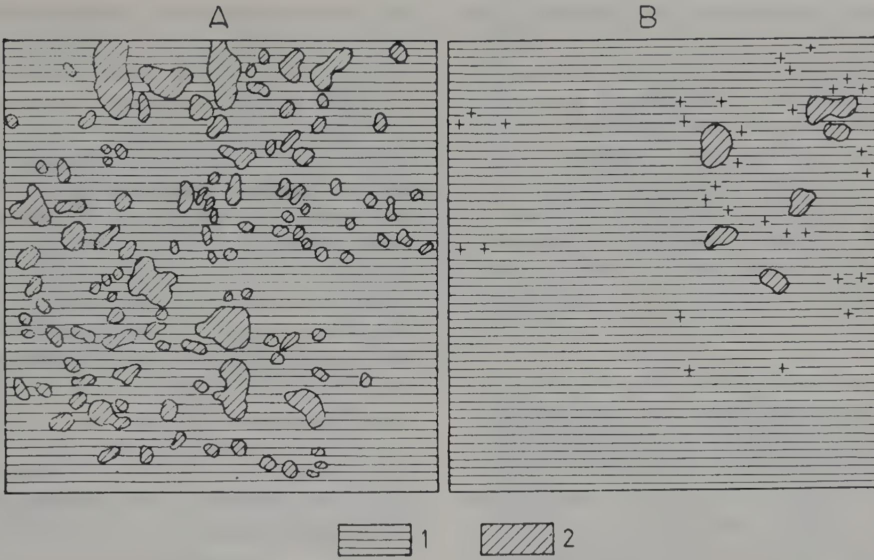


Abb. 8.6.43: Verdrängen von *Sphagnum magellanicum* durch *S. girgensohnii* nach Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz. Beginn des Versuchs 1970 (A), Versuchsende 1975 (B). 1 *Sphagnum girgensohnii*, 2 *S. magellanicum*.

übrig bleibt. Deswegen wird durch die Ausschaltung des Baumwurzelwettbewerbs das ganze Ökosystem zu Gunsten der Pflanzen der unteren Schichten, einschließlich der Moosschicht umgestaltet. Diese Ausschaltung hat insbesondere eine Verbesserung von deren Stickstoffhaushalt zur Folge, da Wasser im Boden meist in großem Überschuß vorhanden ist. Wenn die Entnahme des nachgelieferten Stickstoffs aus dem Boden durch die Baumwurzeln entfällt, dann steht dieser den anderen Schichten zur Verfügung. Deshalb hat die Wirkung nach Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz in den meisten Fällen große Ähnlichkeit mit der Wirkung einer direkten Stickstoffdüngung.

Da jedoch durch die Ausschaltung des Baumwurzelwettbewerbs die abgeschnittenen toten Wurzeln im Boden der Versuchsfläche verbleiben, erhebt sich die Frage, ob nicht bei deren Zersetzung so viel aufnehmbarer Stickstoff frei wird, daß schon dadurch eine Stickstoffdüngung erfolgt. Auf diesen Einwand gingen wir bereits in Bd. 1, p. 117–118 ein. Dagegen sprechen einerseits die dort erwähnten Versuche mit markiertem Phosphat ebenso wie die Tatsache, daß die bessere Stickstoffversorgung der krautigen Pflanzen nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz sich bereits nach 3–4 Wochen durch die stärker dunkelgrüne Färbung ihrer Blätter bemerkbar macht, während die Zersetzung des abgeschnittenen Wurzelsystems in den vernäßten Böden äußerst langsam vor sich geht. Außerdem macht KARPOV (schriftl. Mitteilung) darauf aufmerksam, daß der N-Gehalt des gesamten Wurzelsystems sehr niedrig ist. Die alten

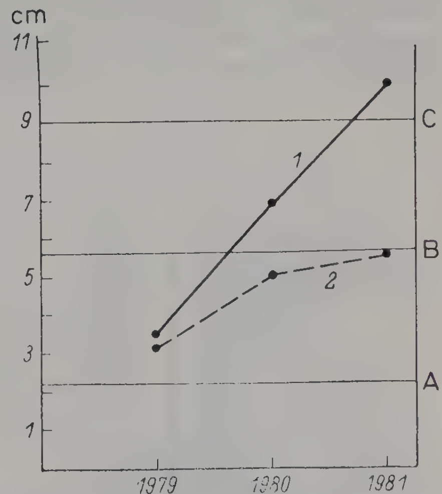


Abb. 8.6.44: Jahreszuwachs (in cm) von *Sphagnum girgensohnii* (1) und der Fichtenkeimlinge in der Moosschicht (2). Die horizontalen Linien begrenzen die für die Keimlinge kritischen Lichtzonen (unter 3% des Tageslichts) im Jahre 1979 (A), 1980 (B), 1981 (C). Diese kritische Zone rückt infolge des Mooswachstums von Jahr zu Jahr immer höher.

Wurzelteile sind verholzt und enthalten nicht mehr N, als die verholzten Stämme und Astteile. Stickstoffreicher sind nur die dünnen Wurzelenden, aber deren Masse im Boden ist sehr gering. KARPOV schätzt ihren N-Gehalt auf etwa 5–10 kg · ha^{-1}, während eine wirksame N-Düngung erst bei 200 kg · h^{-1} erreicht wird.

Zudem ist der in den Feinwurzeln enthaltene Stickstoff nicht sofort aufnehmbar, sondern er wird zunächst in die Körpersubstanz der Mikroorganismen eingebaut, so daß eine düngende Wirkung erst nach längerer Zeit zu erwarten wäre.

Die Ausschaltung der Baumwurzelkonkurrenz macht sich am stärksten bei den Fichtenbeständen mit den an ausnutzbarem stickstoffärmsten Böden bemerkbar, also bei Beständen der Piceeta sphagnosa – Gruppe, wo der Entzug des in geringer Menge verfügbaren N durch die Baumwurzeln sich besonders ungünstig auf die anderen Komponenten des Ökosystems auswirkt. Bei den Typen der Piceeta nemoraliosa-Gruppe auf gut dränierten und nährstoffreichen Böden spielt der Wettbewerb eine viel geringere Rolle. Man darf deshalb die hier geschilderten Befunde nicht verallgemeinern. Bei den Laubwäldern spielt die Baumwurzelkonkurrenz eine viel geringere Rolle. Wenn die Böden tiefgründig sind und die Baumwurzeln sich nicht in dem Maße auf die obersten Bodenschichten beschränken, könnte die N-Nachlieferung für die Krautschicht besser sein. Doch meistens findet man die feinen Nährwurzeln der Bäume ebenfalls in der Humusschicht. Eine Nachprüfung wäre somit notwendig.

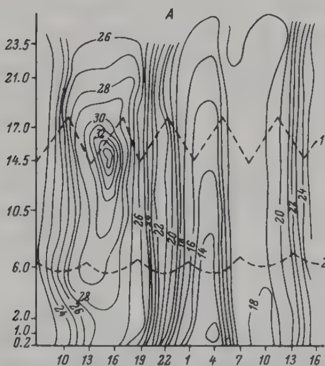


Abb. 8.6.45: Thermoisopleten im Stammraum eines Pinetum myrtillo-hylocomiosum an einem wenig bewölkten Tage (linke Hälfte der Abbildung). Abszisse = Tageszeit, Ordinate = Höhe über dem Boden (in m). 1 obere Grenze und 2 untere Grenze des Kronenraumes (nach GALENKO 1983).

In extremen Fällen, z. B. bei den sehr flachgründigen Böden über armen Gesteinen der Eichenbirkenwälder mit einer dünnen sauren Humusschicht, dürfte die Baumwurzelkonkurrenz von ähnlicher ausschlaggebender Bedeutung sein wie bei den Fichtenwäldern. Man findet im Unterwuchs deshalb ebenfalls sehr anspruchslose Arten wie *Vaccinium myrtillus* oder Kräuter der armen trockenen Böden, z. B. *Holcus mollis, Avenella (Deschampsia) flexuosa, Teucrium scorodonia, Galium hercynicum, Genista pilosa* u. a., von Moosen *Leucobryum glaucum, Dicranum scoparium* u. a.

8.6.2 Ökosystemforschung mit Produktionsangaben

GALENKO (1983) führte folgende Untersuchungen, die wir stark gekürzt wiedergeben, durch: 1) in der Nördlichen Taiga-Zone (Komi-Autonome SSR auf 64°30′ N, in der Mitte zwischen den Orten Pechora und Ukhta) und 2) in der Mittleren Taiga (auf 62° N, etwas nordwestlich von Syktywkar an der Wym-Mündung in den Fluß Vychegda).

Untersucht wurde in der Nördlichen Taiga ein 90jähriges Pinetum myrtillo-hylocomiosum und ein 70–170jähriges Piceetum myrtillo-hylocomiosum sowie in der Mittleren Taiga-Zone ein 70 Jahre alter Kiefern-Fichtenwald (die Kiefer bildet die obere Baumschicht, die Fichte die untere). In den Beständen sind einzelne Birken und Espen beigemischt.

Für alle diese Bestände liegen sehr genaue Messungen der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit in verschiedener Höhe über der Bodenoberfläche vor. Wir beschränken uns darauf, die Thermoisopleten des Kiefernwaldes auf Abb. 8.6.45 wiederzugeben. Man erkennt, daß an wenig bewölkten Tagen im Kiefernwald die maximalen Temperaturen (bis 34 °C) im Bereich der breiten Kronen erreicht werden (aktive Oberfläche); im spitzkronigen Fichtenwald fehlt dagegen ein solcher Bereich; beim Mischwald ist das Maximum nur schwach ausgeprägt.

Das Wachstum der jungen Triebe von Kiefer und Fichte beginnt in der Nördlichen Taiga in den ersten Dekaden des Juni, in ungünstigen Jahren erst Anfang Juli, wenn die Temperatursumme (> 5 °C) 150–200 ° K erreicht, für das Wachstum der Nadeln werden 300–400 ° K be-

Tab. 8.20: Temperaturen und Niederschläge während der Vegetationszeit (in Klammern Extremwerte in den Jahren 1974–1978)

	Nördliche Taiga		Südliche Taiga	
Monate	Temperatur	Niederschlag	Temperatur	Niederschlag
V	–	–	6,8 (5,0–10,4) °C	50 (11–83) mm
VI	11,2 (6,4–11,2) °C	56 (16–85) mm	13,7 (10,4–16,2) °C	70 (26–93) mm
VII	14,6 (11,0–16,9) °C	66 (34–81) mm	16,3 (14,3–20,9) °C	71 (25–64) mm
VIII	12,2 (9,4–15,5) °C	70 (54–81) mm	13,7 (11,4–14,6) °C	69 (55–87) mm
IX	–	–	7,5 (6,7–10,4) °C	72 (34–111) mm

Sonnenscheindauer (Mittel): Juni–August 653 h, Mai–September 1091 h

nötigt (1 °K (Kelvin) = Temperaturdifferenz von 1 °C).

Die langjährigen Monatsmittel sind der Tabelle 8.20 zu entnehmen.

Die Wurzeltätigkeit wird erst bei Bodentemperaturen über 5 °C intensiver.

Die Thermoisopleten des Bodens für die 3 untersuchten Waldtypen zeigt Abb. 8.6.46 (oben Nördliche, unten Mittlere Taiga).

Man erkennt, daß die Böden der Mittleren Taiga für die Wurzeln bis in größere Tiefe günstige Temperaturverhältnisse aufweisen, in lichten Kiefernwäldern der Nördlichen Taiga viel günstigere als in schattigen Fichtenwäldern.

Die von der Vegetationsschicht nicht zurückgehaltenen und somit in den Boden eindringenden Niederschläge zeigt bei verschieden hohen Tagesniederschlägen die Abb. 8.6.47 für die Waldtypen 1–3. Man erkennt, daß von geringen Niederschlägen nur ein sehr kleiner Teil den Boden erreicht, bei Niederschlägen über 10 mm · d^{-1} dagegen etwa 75–85% (unterschiedliche Interzeption).

Besonders wichtig ist für die Produktion die für die Photosynthese aktive Strahlung; Abb. 8.6.48 zeigt die Sonnenstrahlungsprozente, die bei den 3 Waldtypen in der Vegetationszeit im Mai bis August den unteren Kronenrand erreichen und die Abb. 8.6.49 diesen Anteil (Ordinate) von der Gesamtstrahlung in Abhängigkeit von der Höhe des Sonnenstandes (Abszisse). Wie sich der Anteil der photosynthetisch aktiven Strahlung im Bestand (Abszisse) mit der Höhe über dem Boden (in m) in den 3 untersuchten Beständen ändert, zeigt Abb. 8.6.50 für die Waldbestände 1–3. Auf die vielen anderen Messungen kann nicht eingegangen werden. Es werden hier nur die Produktionswerte und die Ausnutzungskoeffizienten der Strahlung angegeben.

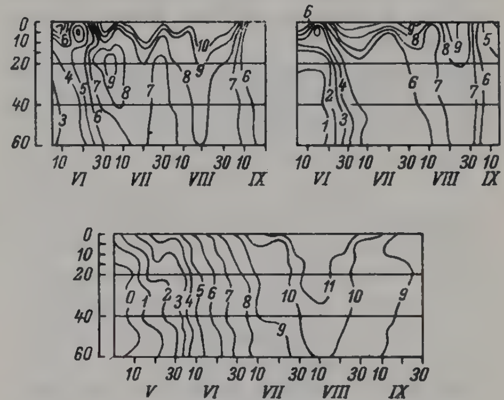


Abb. 8.6.46: Thermoisopleten im Boden: eines Pinetum myrtillo-hylocomiosum (links oben) eines Piceetum myrtillo-hylocomiosum (rechts oben) in der Nördlichen Taigazone und eines Pineto-Piceetum myrtillosum in der Mittleren Taigazone (nach GALENKO 1983).

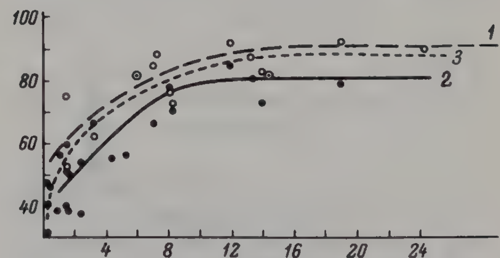


Abb. 8.6.47: Die Abhängigkeit der Niederschlagsinterzeption von der Niederschlagshöhe: 1 bei dem Pinetum myrtillo-hylocomiosum, 2 beim Piceetum myrtillo-hylocomiosum und 3 bei dem Pineto-Piceetum-myrtillosum (nach GALENKO 1983).
Abzisse = Höhe des Niederschlages in mm · d^{-1}, Ordinate = nicht zurückgehaltener Niederschlag in % des gesamten.

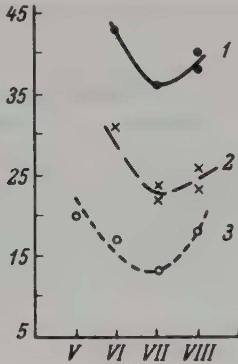


Abb. 8.6.48: Jahreszeitliche Veränderungen der durch die Baumkronen fallenden Gesamtstrahlung (nach GALENKO 1983).
Abszisse = Monate Mai–August, Ordinate = Strahlung unter den Baumkronen in % der Gesamtstrahlung. 1, 2 und 3 wie bei Abb. 8.6.47.

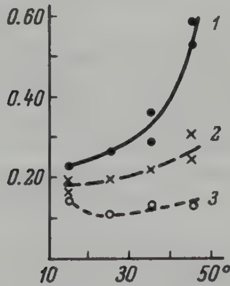
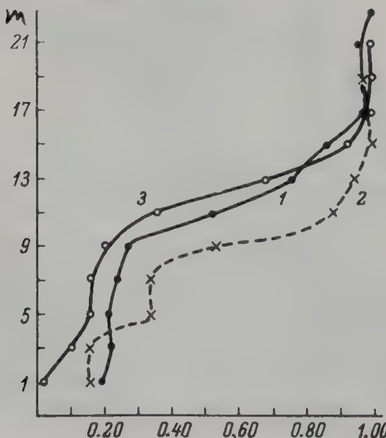


Abb. 8.6.49: Abhängigkeit des Koeffizienten der Baumkronen-Durchlässigkeit für die Gesamtstrahlung von der Höhe des Sonnenstandes (nach GALENKO 1983).
Abszisse = Höhe des Sonnenstandes in °, Ordinate = Koeffizient der Durchlässigkeit. 1, 2 und 3 wie bei Abb. 8.6.47.



Ein großes Schema faßt die wichtigsten Werte der verschiedenen ökologischen Faktoren in der Nördlichen Taiga-Zone zusammen. Wir bringen nur einige Tabellen.

Die Transpiration der Nadelwälder erreicht ihr Maximum im Juni–Juli und beträgt für den Kieferbestand in einem Monat 75–80 mm, für den Fichtenbestand bis 100 mm. Im August ist sie schon viel geringer und entspricht 35 bzw. 48 mm (berechnet nach der Wasserbilanzmethode).

Für die Produktion ist der begrenzende Faktor die Summe der photosynthetisch aktiven Strahlung (PhAR) und deren Ausnutzungskoeffizient durch die Blattfläche. Der Blattflächenindex (BFI) der Baumschicht allein (ohne Unterwuchs) beträgt in der nördlichen Taiga-Zone bei Kiefernwäldern 3,1 $m \cdot m^{-1}$. Bei Kiefern-Fichtenwäldern ist er für den gesamten Baumbestand bedeutend höher: In der mittleren Taiga z. B. für die dominierende Fichte 4,9 $m \cdot m^{-1}$, für die Kiefer 1,6 $m \cdot m^{-1}$, also zusammen 6,5 $m \cdot m^{-1}$ (bei den Kiefern-Fichtenwäldern und bei den Laubholz-Fichtenwäldern der Südlichen Taiga bis 8,9 $m \cdot m^{-1}$).

Folgende Werte für die Phytomasse und die Primärproduktion wurden von GALENKO ermittelt (vgl. Tab. 8.21).

Tab. 8.21: Produktion in der Nördlichen Taiga (1–2) und in der Mittleren Taiga (3). Phytomasse der Bestände in $t \cdot ha^{-1}$ (TG)

	Holzteile	Blattorgane	oberirdisch insgesamt	unterirdisch	zusammen
1.	58,8	6,2	90,5	30,8	121,3
2.	41,5	9,7	82,7	27,3	110,0
3.	101,9	8,3	135,0	31,0	166,0

Der Phytomassezuwachs in $t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ der 3 Bestände betrug:

1. 3,75 davon Holzzuwachs 1,41
2. 3,76 davon Holzzuwachs 1,31
3. 7,49 davon Holzzuwachs 3,37

Abb. 8.6.50: Vertikale Veränderung des Koeffizienten der Durchlässigkeit für die Photosyntheseaktive Strahlung (PhAR) in Nadelwäldern (nach GALENKO 1983).
Abszisse = Koeffizient der Strahlendurchlässigkeits-Minderung, Ordinate = Höhe über dem Boden (in m). 1, 2 und 3 wie bei Abb. 8.6.47.

Tab. 8.22: Ausnützungskoeffizienten der PhAR in den 3 Beständen

	Nördliche Taiga-Zone		Mittlere Taiga-Zone
	1. Kiefernwälder	2. Fichtenwälder	3. Kiefern-Fichtenwälder
PhAR (kcal · ha^{-1})	$22 \cdot 10^8$	$22 \cdot 10^8$	$24 \cdot 10^8$
Davon vom Baumbestand absorbiert	$18 \cdot 10^8$	$19 \cdot 10^8$	$21 \cdot 10^8$
Produktion der Baumschicht (t · ha^{-1})	3,75	3,76	7,49
Produktion an Stammholz (t · ha^{-1})	1,41	1,31	3,37
Ausnutzungskoeffizient der PhAR (in %)			
für die Baumschicht	0,28	0,21	0,56
für die Produktion des Stammholzes	0,18	0,14	0,33

Die benötigte Energie zur Bildung von 1 t organ. Substanz war bei:

Pinus	$3{,}4 \cdot 10^8$ kcal · t^{-1}
Picea	$3{,}7 \cdot 10^8$ kcal · t^{-1}
Populus tremula	$3{,}0 \cdot 10^8$ kcal · t^{-1}
Betula	$1{,}6 \cdot 10^8$ kcal · t^{-1}

Für die Bestände (Gesamte Primärproduktion) wurden an Energie benötigt:

1. $11{,}54 \cdot 10^8$ kcal · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$
2. $11{,}68 \cdot 10^8$ kcal · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$
3. $24{,}85 \cdot 10^8$ kcal · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$

Über den Ausnutzungskoeffizienten der untersuchten Altbestände im Laufe einer Vegetationszeit ($t > 5\,°C$) werden folgende Angaben gemacht (Tabelle 8.22, oben).

Diese Zahlen zeigen, daß der Ausnutzungskoeffizient entsprechend dem größeren BFI bei den Mischbeständen größer ist und damit auch die Produktion der Baumschicht und die Produktion an Stammholz ebenfalls bedeutend höhere Werte erreicht.

Daraus folgt, daß man bei der forstlichen Nutzung der Wälder bestrebt sein muß, zweischichtige Mischbestände anzulegen (obere lichte Schicht aus *Pinus* und eine untere dichte aus Fichte).

Wenn man berücksichtigt, daß die Intensität der Photosynthese am größten bei Temperaturen von 12–20 °C ist, so ist ihre Dauer in der nördlichen Zone nur 30–40 Tage, dagegen in der mittleren 70–80 Tage. Dabei ist sie in den Jahren mit warmen Sommern noch etwas länger, während sie in kalten Sommern nur 20–30 Tage betragen kann.

Solche ungünstigen Sommer kommen in der Nördlichsten Taiga 3–4 mal häufiger vor als in der Mittleren.

Besonders ungünstig sind Kälterückschläge durch arktische Luftmassen im Juni während der Hauptwachstumszeit. Dann sinken die Temperaturen in der Nördlichen Taiga im Kronenraum auf −2 bis −4 °C und in der oberen Bodenschicht auf −0,5° bis −1 °C ab.

In der Mittleren Taiga sind diese Minima +2 bis +4 °C bzw. +1,5° bis +2 °C. Die Erwärmung des Bodens bis auf 7–8 °C (aktives Wachstum der Wurzeln) in 20 cm Tiefe beginnt bei den hylocomiosa-Typen der Nördlichen Taiga in der 3. Dekade des Juni und Anfang Juli, in der Mittleren Taiga schon in der 2. bis 3. Junidekade. Die Erwärmung erfolgt in den Pineten früher und dauert am längsten; sie ist in Kiefern-Fichtenwäldern 10–15 Tage kürzer und in reinen Fichtenbeständen sogar um 20–25 Tage kürzer.

Sehr nachteilig ist in der nördlichen Zone die zu große Nässe der Böden mit anaëroben Verhältnissen in diesen.

Alles das beeinflußt die Produktion negativ, sie ist deshalb relativ sehr niedrig.

8.6.3 Optimale Produktionswerte natürlicher Nadelwälder

Ein weiteres Ökosystem wurde in der Südlichen Taiga-Zone (Waldai-Höhen, Gebiet Nowgorod) von GLAZOV (1979) in den Jahren 1974–79 untersucht. Es handelt sich um ein natürliches 100–130 Jahre altes Piceetum oxalido-hylocomiosum, also den optimalen zonalen Typus (I Bonität), der wahrscheinlich auf einer Brandfläche entstand, da die Bäume ziemlich gleichalt waren: Höhe der Bäume 30–35 m (nur junger Fichten-Unterwuchs); Zwergstrauchschicht mit viel *Vaccinium myrtillus,* auch *V. vitis-idaea;*

Kräuter: *Oxalis,* viel *Maianthemum, Linnaea, Ramischia,* dazu *Anemone nemorosa* (stark vertreten), *Galeobdolon, Aegopodium* u. a.: Moosschicht dicht (Deckung 90%) aus Hypnaceen. Flechtenbehang der Baumäste sehr stark. Wurzelmasse hauptsächlich in A_0–A_2 (Bleichhorizont), darunter Baumwurzeln, die auf sandigen Böden eine Tiefe von 3–4 m erreichen.

Untersucht wurde nicht nur die Phyto-, sondern auch die Zoomasse.

Das Klima ist humid, der Ariditätskoeffizient

$$\frac{\text{pot. Evaporation}}{\text{Niederschlag}} = 0{,}75$$

Der Jahresniederschlag ist 800 mm. Die Gesamtstrahlung $8 \cdot 10^8$ kcal · ha^{-1} · a^{-1}.

Das Verhältnis von oberirdischer zu unterirdischer Phytomasse ist in jungen Beständen 2:1, in alten 4:1. . Die maximale Nadelmasse wird bei 50–60 Jahre alten Beständen erreicht. Die gesamte Phytomasse in alten Beständen beträgt 380–400 t · ha^{-1}, wobei 90% auf das Holz entfallen (Tab. 8.23, links unten).

Die Ausbildung der generativen Organe ist mit einem so hohen Energie- und Substanzverbrauch verbunden, daß für die Ausbildung der vegetativen Organe in Jahren mit starkem Fruchtansatz eine merklich geringere Menge übrigbleibt.

Die gesamte *Zoomasse* beträgt in solchen Wäldern 150–300 kg FG · ha^{-1} (85–90% sind in der Streuschicht in dem toten Holz und in der oberen Bodenschicht). Davon sind 80% saprophytische Wirbellose (Oribatiden = Hornmilben), Collembolen, Nematoden, Larven der Dipteren und der Schnellkäfer, sowie Regenwürmer, aber letztere nur im Piceetum oxalidosum und anderen reicheren Typen (in diesen bis zu 60% der Zoomasse). An Phytophagen sind im Boden etwa 10% (Mollusken, Wanzen, Raupen und Käferlarven), an Zoophagen 10–12% (Spinnen, Hundertfüßler, Staphyliniden, Laufkäfer). Sie regulieren den Bestand an Saprophagen.

Die Bodenfauna in den beiden untersuchten Typen des Piceetum hylocomiosum und P. oxalidosum unterscheidet sich sehr stark, was aus den folgenden Tabellen zu ersehen ist:

Tab. 8.23: Produktion der Fichtenwälder aus der Südlichen Taigazone (nach GLAZOV 1979)

Phytomasse (Trockengewicht t · h^{-1}):

Baumschicht	304,0	(Stämme 251, Zweige 47, Nadeln 12)
Flechtenbehang	0,7	
Jungwuchs	1,2	
Kräuter	0,3	
Moose	1,0	
Wurzeln	85,0	
Gesamt	392,2 t · ha^{-1}	

Totes Holz am Boden 50–60 t · ha^{-1}
Streuschicht 18 t · ha^{-1}

Zoomasse (Frischgewicht kg · ha^{-1}):

Oberirdisch in Kronen	15 kg · ha^{-1}
Unterirdisch	240 kg · ha^{-1}
Xylophagen	20 kg · ha^{-1}

Netto-Primärproduktion (t · ha^{-1} · a^{-1}):

	Jahr ohne Fruchtansatz	Jahr mit Fruchtansatz
Stämme	5,5	4,5
Zweige	3,6	2,9
Benadelte Triebe	3,4	2,0
Wurzeln	3,9	3,1
Zapfen	–	0,7
Samen	–	0,09
Baumschicht	16,4	13,3
Unterwuchs	0,7	0,7

Tab. 8.24: Verteilung der Mesofauna im Boden auf die einzelnen Gruppen im Piceetum hylocomiosum (P. hyl.) und P. oxalidosum (P. oxal.) im Juli 1975 in g Frischgewicht pro m^2

	P. hyl.	P. oxal.
Saprophagen	3,38 (74%)	14,46 (79%)
Phytophagen	0,64 (14%)	2,58 (14%)
Zoophagen	0,53 (12%)	1,28 (7%)

Tab. 8.25: Anzahl und Biomasse in g · m^{-2} (in Klammern) von Mikroarthropoden in denselben 2 Fichtenwaldtypen im Juni–Juli 1975

	P. hyl.	P. oxal.
Oribatiden	125 000 (1,0)	450 000 (3,75)
Collembolen	65 000 (0,5)	200 000 (1,75)

Doch wechseln innerhalb dieser 2 Waldtypen, die Anzahl und die Biomasse bei den einzelnen Assoziationen, die sich durch verschiedene dominante Arten in dem Unterwuchs unterscheiden, sehr stark. Besonders reich ist die Klein-

tierfauna in den verwesenden Stämmen, die auch während der Trockenperioden feucht bleiben. Sie werden zuerst von Xylophagen befallen; die weitere Verwesung erfolgt durch Pilze. Ist das Stadium der Humifikation erreicht, dann kann die Besiedlungsdichte der Holzreste pro Volumen 5–10 mal größer sein, als in der Streu- und oberen Bodenschicht. Von der oberirdischen Fauna, einschließlich der Baumkronen, entfallen 60% auf Phytophagen (Schmetterlingsraupen, Larven, Blattläuse, Gallenerzeuger), 30% sind Zoophagen (Spinnen, Marienkäfer u. a.), 10% Saprophagen. In der zweiten Hälfte des Sommers nimmt die Zahl der Phytophagen ab und die der Zoophagen bis um 50–70% zu; das gilt insbesondere für die Spinnen, die das «Luftplankton» (vor allem Dipteren) ausbeuten.

Auf die Wirbeltiere entfallen nur 1–3% der gesamten Zoomasse. Die meisten Vertreter sind Allesfresser. Phytophagen sind der Hase, die Huftiere (Elch), die Nagetiere, der Auerhahn, das Haselhuhn und Samenfresser (Eichhörnchen, Mäuse, der Große Buntspecht). Zoophagen sind Braunfrösche, Spechte und andere Vögel, Maulwurf u. a. Zu den Räubern 2.–3. Grades gehören: Fuchs, Wiesel, Hermelin, Marder, Luchs, Wolf, Uhu, Habicht u. a.

Alle diese Arten sind Regulatoren mit Rückkopplung. Die Vernichtung der Zoophagen kann ein Überhandnehmen der Phytophagen nach sich ziehen.

Die starken Fruchtjahre der Fichte, die mit einer geringeren Primärproduktion verbunden sind (s. oben) wiederholen sich alle 3–5 Jahre. Dadurch wird eine gewisse Fluktuation des gesamten Ökosystems bedingt. Unregelmäßige Veränderungen werden durch bestimmte Insektenepidemien verursacht, meist in Altbeständen, die eine Schwächung der Bäume und ein vermehrtes Auftreten von Sekundärschädlingen (Borkenkäfer u. a.) bedingen.

Der mittlere Streufall beträgt 5–6 $t \cdot ha^{-1}$ pro Jahr, da jedoch die Streu nur langsam abgebaut wird, erreicht die Streumenge am Boden im Piceetum hylocomiosum 25–32 $t \cdot ha^{-1}$, im P. oxalidosum (mit rascherem Abbau) 15–18 $t \cdot ha^{-1}$. Der Abbau der einzelnen Bestandteile der Streu verläuft verschieden rasch; harzreiche Teile werden sehr langsam abgebaut.

Der jährliche Gewichtsverlust der Streuproben (in durchlässigen Säckchen) im Boden betrug in einem Jahr in % des Gesamtgewichts bei 2 Waldtypen:

	Pic. hylocomiosum	Pic. oxalidosum
Fichtennadeln	26%	35%
Jahrestriebe	52%	59%
Zapfen	10%	14%
Flechten	35%	42%
Laubmoose	15%	20%
*Calamagrostis**	20%	24%
*Vacc. myrtillus**	33%	46%

* unterirdische Teile

Als Destruenten spielen Pilze die Hauptrolle (meist Mykorrhiza-Pilze). Der Abbau erfolgt vor allem in den oberen 10 cm des Bodens.

Für den Kreislauf des Waldökosystems ist der Abbau des toten Holzes von großer Bedeutung, denn der Vorrat von totem Holz kann 80–100 $t \cdot ha^{-1}$ erreichen. Da dieses in forstlich bewirtschafteten Wäldern meist fehlt, kann in solchen nicht von einem natürlichen Kreislauf gesprochen werden.

Der *Holzabbau* beginnt mit der Tätigkeit der Xylophagen und endet mit der Mineralisierung durch Pilze und Bakterien. Ein geringer Teil wird humifiziert. Die Gesamtdauer ist im Piceetum oxalidosum 30–35 Jahre. Je ungünstiger die Temperaturverhältnisse sind, desto langsamer geht er vor sich – in der Nördlichen Taiga können es über 100 Jahre sein. Auf nährstoffarmen Böden verläuft der Abbau langsamer, in nassen Mooren überhaupt nicht.

Weitere Angaben über die Bedeutung der Phytophagen in Fichtenwäldern machen Glazov et al. (1979). Neben dem Eichhörnchen und dem Fichten-Häher (russ. Klest) werden die Nadeln und jungen Triebe der Fichten durch Insekten geschädigt (nagende, wie Raupen und Larven, oder saugende, wie Blattläuse, sowie versteckt saugende und gallenbildende, wie *Chermes*).

Ältere Sproßteile werden selten befallen, weil sie zu harzig und gerbstoffreich sind.

In Jahren ohne Fruchtansatz betragen die Schäden durch Verringerung der Primärproduktion etwa 4–6%, bei starkem Fruchtansatz dagegen 20%.

Die Zahl der erzeugten Zapfen pro Stamm steigt mit dem Stammdurchmesser und ist bei den besseren Waldtypen größer (vgl. Tabelle 8.26A, nach Glazov und Chernyshev 1979).

Tab. 8.26A: Die Beziehungen zwischen Stammdurchmesser und Zapfenzahl

	Pic. hylocomiosum		Pic. oxalidosum	
Mittlerer Stammdurchmesser	16 cm	42 cm	19 cm	42 cm
Mittlere Zapfenzahl pro Stamm	34	142	39	394

Tab. 8.26B: Zapfenertrag und Samenproduktion

	Zapfenertrag in $1000 \cdot ha^{-1}$	Samenzahl in $1000 \cdot ha^{-1}$	Samenproduktion* in $kg \cdot ha^{-1}$
Pic. hylocomiosum	58	12800	64
Pic. oxalidosum	75	16500	83

* Mittleres Gewicht von 1000 Samen = 5 g

Keimfähige Samen wurden nur unter 75% der Schuppen erzeugt. Über die potentielle Produktion an Zapfen und Samen vgl. Tabelle 8.26B.

Ein großer Teil der Samen wird stets von Insekten zerstört. Im Jahre 1973 fand ein Befall durch die Raupen des Zapfenwicklers *Laspeyreisia strobilella* statt. In jedem Zapfen waren im Mittel 2–3 Raupen vorhanden. Von anderen Schädlingen kamen *Asynapta strobi* oder *Dioryctria abietella* vor.

In der zweiten Hälfte des Jahres waren Wirbeltiere tätig, das Eichhörnchen, der große Buntspecht und der Fichten-Häher. Auch im Winter verzehrten sie Samen. Die Spechte machen an der Stammbasis eine Kerbe, in die sie die Zapfen der Kiefern einklemmen, um die Samen bequemer herauszuholen. Die leeren Zapfen werden herausgeworfen und durch neue ersetzt. Unter solchen «Spechtschmieden» bildet sich ein Haufen von leeren Zapfen. Im Frühjahr 1974 fielen die Samen aus den reifen Zapfen aus, worauf die Karpophagen in Kiefernbestände abwanderten oder die Samen vom Boden auflasen.

Von der potentiellen Samenzahl blieben im Herbst 1974 2–3% noch in Zapfen an den Bäumen, 3–6% lagen auf der Bodenoberfläche und 15–18% waren gekeimt, aber bis 90% wurden durch Nager und Insekten vernichtet. Im Sommer 1975 konnte man bei 90–95% der 2jährigen Keimlinge Beschädigungen durch Tiere feststellen. In demselben Jahr fruchteten die Fichten schwach. Die Zahl der Keimlinge war 1976 sehr gering, dagegen 1978 wieder gut. Die genauen Beobachtungen werden fortgesetzt. Die Periodizität des Fruchtens beeinflußt sehr stark die Tätigkeit der Karpophagen.

8.6.4 Fruchtproduktion und Verjüngung

Die natürliche Verjüngung der Fichtenbestände (Südliche Taiga) in vom Menschen unberührten Wäldern verfolgten Kasanskaya et al. (1979). Die Untersuchungsperiode war 1973–1978.

Die Fichte beginnt im Alter von 30–40 Jahren zu fruchten, einzeln stehende Bäume schon mit 15–20 Jahren. Bei verschiedenaltrigen natürlichen Wäldern kann man 3 Gruppen von Bäumen unterscheiden: 1) nicht fruchtende, 2) nicht während jeder Fruchtperiode fruchtende, 3) periodisch regelmäßig fruchtende.

Eine Verjüngung der Fichtenbestände erfolgt *nur in Jahren mit starker Zapfenbildung,* obgleich 89–90% der Samen, durch Samenfresser vernichtet werden. In Jahren mit schwacher Samenerzeugung werden alle Samen vernichtet, was die Zahlen in Tabelle 8.27 beweisen.

Da für die Keimung, außer der Samenerzeugung zusätzlich noch andere Faktoren maßgebend sind, so entspricht der Rhythmus der Verjüngung nicht ganz dem Rhythmus der Fruchtjahre. Auch die Ausbreitung der Samen ist ungleichmäßig. Die Keimung der Samen erfolgt am besten auf mineralischem Substrat oder auf zersetztem Holz, während auf der Streuschicht die Samen meist nicht keimen.

Im Waldai-Gebiet findet die Keimung Ende Juni–Anfang Juli statt, wenn die mittlere Tagestemperatur 18–20 °C erreicht bei Monatsnieder-

Tab. 8.27: Befall durch Karpophagen und Keimlingszahl

	Zapfenproduktion kg · ha^{-1}	Biomasse der Karpophagen in Zapfen (kg · ha^{-1})	Mittlerer Befall der Zapfen (Exemplare pro Zapfen)	Zahl der Samen am Boden (Keimlinge) pro m^2
1973	280–640	0,9–1,2	2,3	200–300
1975	32–75	0,7–1,0	9,7	0

schlägen von 90–110 mm. Die Temperatur an der Bodenoberfläche schwankt zwischen 15–25 °C, ist somit optimal für die Keimung. Ausschlaggebend für den Keimvorgang ist die Feuchtigkeit des Substrats, für das Überleben dagegen dessen Eigenschaften. Ungünstig wirken sich aus: Niedrige Temperatur insbesondere Frost, Austrocknen des Substrats, Beschädigung durch Tiere oder Pilzparasiten und Nährstoffreichtum des Substrats der die Mykorrhizabildung verhindert. Eine feste Grasnarbe unterbindet das Aufkommen der Keimlinge vollständig. 90–95% der Keimlingsverluste werden durch Beschädigung verursacht.

Das günstigste Substrat ist verwesendes Holz: Es bleibt gleichmäßig feucht, die Durchlüftung ist gut, die Keimwurzel dringt leicht in die Tiefe, die Mykorrhizabildung ist gut und es fehlt die Wurzelkonkurrenz. Am günstigsten ist das Zersetzungsstadium bei einer Härte des Holzes von 10 · 15 kg · cm^{-2}. Bei gleichalten Keimlingen war die Wurzellänge auf mineralischem Substrat 25–30 mm, auf einer Moosdecke 35–40 mm, auf sich zersetzendem Holz dagegen 90–95 mm. Meist ist auf totem Holz auch die Beleuchtung günstiger.

Die Überlebensmöglichkeit für den Jungwuchs ist bei natürlichen Fichtenbeständen in ihrer Optimalphase am geringsten, dagegen in der Degenerationsphase, wenn eine Verjüngung benötigt wird, am größten (viel totes Holz, gute Lichtverhältnisse). Auch nach einem Brand, wenn zunächst ein Bestand von Vorhölzern heranwächst, sind die Bedingungen für die Verjüngung durch Fichte am günstigsten, wenn die Vorhölzer abzusterben beginnen, totes Holz am Boden liegt und sich wieder eine Humusschicht gebildet hat; die Krautschicht ist weniger dicht, als 2–3 Jahre nach einem Brand.

Die verschiedenen sekundären Sukzessionen auf frischen und sandigen Böden, die nach Aufhören der Nutzung durch den Menschen bei der Wiederbewaldung von Wiesen, Brachäckern oder Kahlschlägen im Waldai-Gebiet über Vorholzstadien zu Fichtenwäldern führen, beschreibt Tishkov (1979). Wir gehen auf sie aber nicht ein, weil sie mehr von lokalem Interesse sind.

Weitere Angaben findet man in dem Werk von Sukachev und Dylis (1964), das inzwischen ins Englische übersetzt wurde (vgl. auch Walter, 1968).

8.7 Gliederung des Zonobiom VIII

Euro-Nordasiatische boreale Biomgruppen

1. Westlichstes Subzonobiom mit stark ozeanischem Klima (viel Birke).
2. Leicht kontinentales Subzonobiom mit *Picea abies* (bis zur nördlichen Dvina).
3. Kontinentales Subzonobiom bis zum Yenissey (Dunkle Taiga).
4. Stark kontinentales Subzonobiom Ostsibiriens (Helle Taiga).
5. Extrem kontinentales Subzonobiom im Lena- und Yana-Becken.
6. Östlichstes stark ozeanisches Subzonobiom auf Kamchatka mit Birke und Erle.

Die Subzonobiome 2, 3 und 4 werden weiter je in ein Nördliches Biom (Nördliche Taigazone), ein Mittleres Biom (Mittlere Taigazone) und ein Südliches Biom (Südliche Taigazone) unterteilt.

8.8 Orobiome des Zonobioms VIII

Diese haben eine sehr einfache Stufenfolge: Die Nadelwälder sind die oberste Waldstufe und bilden die Waldgrenze, darüber folgt das Ökoton der subalpinen Stufe, das zur baumlosen alpinen und höheren nivalen Stufe überleitet.

Im Westen mit dem ozeanischen Klima erinnern die Höhenstufen noch stark an die in den Alpen, z. B. in Skandinavien (p. 458). Das Khibiny-Gebirge auf der Kola-Halbinsel ist schon kontinentaler und die alpine Stufe mit

Abb. 8.8.1A

Abb. 8.8.1B

Betula nana und vielen Flechten ähnelt mehr der Tundra-Vegetation (Abb. 8.8.1 A und B).

Im ganzen kontinentalen Bereich fehlen die alpinen Matten und wir haben es mit einer *Gebirgstundra* zu tun. Von den Gipfeln wird der Schnee abgeblasen, sie erscheinen kahl und werden deshalb in Sibirien als *Golzy* (von russ. goly = kahl) bezeichnet. Es bilden sich oft schwer besiedelbare «Felsenmeere». Man spricht von der *Golezstufe* und der subalpinen *Podgolezstufe* (Abb. 8.8.2). Der erste Schnee fällt auf bereits gefrorenen Boden mit Permafrost und bleibt nur fleckenweise liegen. Die schneefreien Gebirgshänge unterliegen im Winter einer starken Frostverwitterung und Korrosion. Der Gebirgsschutt bewegt sich langsam abwärts (Solifluktion) und ist höchstens mit Flechten bedeckt. Die Feinerde wird ausgewaschen und bleibt nur in Taschen erhalten. Deshalb wächst die Vegetation mehr fleckenweise und weist eine kleinmosaikartige Gliederung auf aus Zwergsträuchern oft mit Flechten, die höher alleine nachbleiben. Eine scharfe Höhengliederung fehlt, denn es kommt mehr auf die ganz lokalen Standortseigenschaften an.

Die Gebirge mit einer Golezstufe reichen in Nordasien bis zum 50°N nach Süden (Abb. 8.8.3), in NE-China und Korea mit den schneelosen Wintern des pazifischen Raumes sogar noch südlicher. Im Altai-Gebirge hat nur der westliche schneereiche Teil alpine Matten, sonst herrscht die Gebirgstundra vor (vgl. p. 532–535).

Wir bringen einige Beispiele:

Ural-Gebirge (Nördliches und Mittleres zwischen 65° und 59° N, vgl. p. 531–532). Wir beschränken uns auf diesen Abschnitt des Gebirges, der aus der nördlichen und mittleren Taigazone herausragt und in die Golezstufe hineinreicht. Die Waldstufe ist die Dunkle Taiga mit *Picea obovata, Abies sibirica, Pinus sibirica,* wobei die Baumgrenze nördlicher durch *Pinus sibirica* und *Abies,* südlicher durch *Picea* und *Abies* gebildet wird. Auf der kontinentaleren Ostseite des Gebirges spielt in der unteren Waldstufe *Pinus sylvestris* eine größere Rolle und in der obersten *Larix sibirica.* Die Waldgrenze steigt nach Süden ständig an. Das Hochgebirge erhält von Westen schon relativ hohe Niederschläge um 800 mm im Jahr. Aber der Schnee wird aus der Golezstufe ausgeblasen und in der Podgolezstufe abgelagert, die von einer mächtigen Schneedecke bedeckt wird. Die bessere Durchfeuchtung des Bodens dieser Stufe nach Abtauen des Schnees begünstigt die Ausbildung von Wiesengesellschaften und drängt den Wald infolge der kürzeren Aperzeit zurück. Es kommt zur Ausbildung einer Parklandschaft mit Baumgruppen, die in Wiesenflächen zerstreut stehen. Die Baumsämlinge können nach Gorchakovski (1958) nur in nächster Nähe der alten Bäume Fuß fassen, wo die Grasnarbe durch Beschattung schon aufgelockert ist. In den tieferen und feuchteren Reliefteilen ist der Wurzelfilz der Gräser so dicht, daß die Baumsämlinge ihn nicht zu durchdringen vermögen.

Die sehr eingehend von Gorchakovski (1966) untersuchte Hochgebirgsvegetation und die allgemeine Gliederung des Gebirges werden bei Walter (1974) auf S. 328–340 besprochen.

Putorany-Gebirge. Es ist bis 2000 m NN hoch und liegt südlich der Taimyr-Halbinsel in der lichten Taigazone Mittelsibiriens. Die Waldgrenze wird von *Larix sibirica,* mit *Alnus viridis* und *Betula exilis* im Unterwuchs, gebildet. Sie liegt nördlich des 68°N bei 200–400 m NN und steigt im Süden bis auf 500–600 m NN an. Darüber beginnt die Gebirgstundra als Fleckentundra auf flachen Hängen mit feinerdigen Böden, wobei nur die Hälfte der Flächen mit Moosen bedeckt ist, zwischen denen Kriechweiden und wenige Sträucher stehen. An steinigen Hängen findet man stellenweise Zwergsträucher *(Dryas, Cassiope tetragona, Salix reticulata),* die mit ihren Wurzeln eine ca. 10 cm dicke Humusschicht zusammenhalten. In höheren Lagen wachsen fast nur noch Flechten.

Verkhoyansk-Gebirge. Dieses Beispiel aus dem ostsibirischen Raum soll die Verhältnisse im extrem kontinentalen Gebiet demonstrieren. Die Waldgrenze liegt hier bei 400–500 m NN. Südlicher auf der Yana-Aldan-Wasserscheide verläuft die Waldgrenze schon bei 1000 m NN und im nördlichen Baikalgebirge bei 1200–

Abb. 8.8.1 Khibiny-Gebirge auf der Kola-Halbinsel, 50 m NN (Fotos H. Schlüter).
A = Übergangsmoor mit *Carex curta (= C. canescens), Eriophorum vaginatum* und *E. scheuchzeri,* mit Birken herum, im Hintergrund untere Fichtenwaldstufe bis zur Waldgrenze bei 400–450 m NN.
B = Übergang von der Zwergstrauch-Stufe zu der Flechten-Bergtundra in 600 m NN. Im Vordergrund ein *Juniperus communis* ssp. *sibirica,* sonst niedrige *Betula nana* und viele Flechten *Cetraria* und *Cladonia*-Arten.



A

B

Abb. 8.8.2: Podgolez-Stufe im Cherski-Gebirge, NE-Yakutien (Fotos V. N. Pavlov).
A = Obere Lärchenwaldgrenze (800 m NN). Sehr offene Baumflur (Redkolyesye) mit *Larix dahurica*. Im Vordergrunde Polygonböden mit *Betula exilis* und *Rhododendron parviflorum*. Im Hintergrunde Golez-Gipfel.
B = Golez-Landschaft in 2000 m NN. Im Vordergrunde Steinwüsten-Tundra = Felsenmeer.

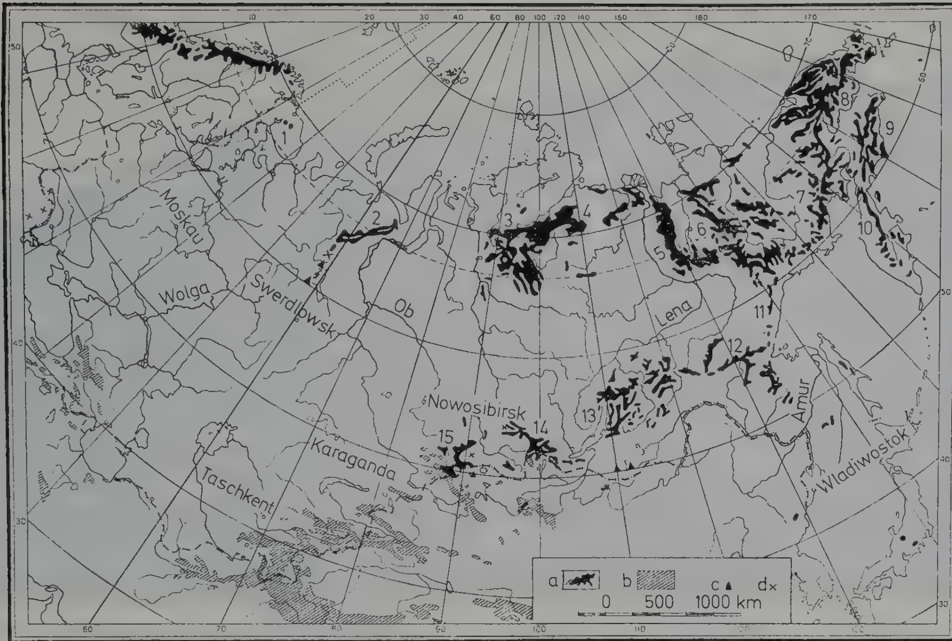


Abb. 8.8.3: Verbreitung der Gebirgstundra (a und c) sowie der alpinen Matten (b und d). Einzelne Gebirge: 1 Khibiny (Kola-Halbinsel), 2 polarer und subpolarer Ural, 3 Putorany-Berge, 4 Anabar-Berge, 5 Verkhoyansker-Gebirge, 6 Cherski-Gebirge, 7 Kolyma-Gebirge, 8 Anadyr- und Chukchen-Gebirge, 9 Koryaken-Gebirge, 10 Kamchatka, 11 Küstengebirge, 12 Stanovoy-Gebirge, 13 Gebirge um Baikalsee, 14 Sayan-Gebirge, 15 Altai-System. Im SW schraffiert sind die Mittel- und Zentralasiatischen Gebirge mit alpinen Matten (dasselbe gilt für den Kaukasus). Aus Descr. Veget. URSS.

1300 m NN, im südlichen Transbaikalgebirge bei 1800–2000 m NN; erst östlicher sinkt sie unter dem Einfluß des Pazifik ab (im Sikhote-Alin-Gebirge auf 1200 m NN). Die Höhenstufen im Verkhojansker Gebirge bei der Einmündung der Vilyuy in die Lena sind: a) Waldstufe bei 450–500 m NN, b) Podgolezstufe bei 500–750 m, c) Gebirgstundra und darüberliegende Golezstufe. Die subalpine Podgolezstufe besteht hier aus einem dichten Krummholz der ostasiatischen, fünfnadeligen *Pinus pumila* fast ohne Unterwuchs (in windexponierten Lagen mit der Zwergbirke *Betula middendorfii,* dazu *Empetrum, Vaccinium vitis-idaea* und *Ledum decumbens*). Darauf folgt die Gebirgstundra mit der Golezstufe, wie auch im östlichen Cherski-Gebirge (Abb. 8.8.2).

Anadyr-Gebirge. Es liegt zwischen 62° 30′ N und 67° 30′ N und weist in den vom Meer abgewandten Teilen noch auf den höchsten Erhebungen eine Golezstufe mit entsprechender Flechtentundra auf. Auf der meerzugewandten Seite und im Chukchen-Gebiet fehlt schon die Golezstufe.

Kamchatka-Gebirge (Vulkane bis 3000 m NN). Dieses hat schon ein maritimes, den Bering-Zyklonen ausgesetztes Klima mit gleichmäßigeren Temperaturen, bis zu 2 m Schnee im Winter und viel Nebel im Sommer. Dementsprechend sind die Wälder (vom Meeresspiegel bis 300–500 m NN), ähnlich wie in Lappland aus Birken (hier *Betula ermani,* die 10–15 m hoch wird), mit Hochstauden und Kräuterunterwuchs zusammengesetzt. Darüber in der subalpinen Stufe bildet die *Alnus kamtchatica* (aff. *fruticosa*) ein undurchdringliches Gebüsch, das an steinigen Kämmen durch *Pinus pumila* ersetzt wird (Abb. 8.8.4 und Anhang Abb. 10 und 11).

Die alpine Stufe ist keine Gebirgstundra, sondern es sind bei guter Befeuchtung Wiesen mit ostasiatischen Florenelementen, in höheren Lagen auch mit *Rhododendron kamtchaticum.* An der oberen Vegetationsgrenze mit starker Solifluktion wird die Pflanzendecke sehr lückig, sie erinnert aber an die im Norden der Skandinavischen Gebirge. Eine Golezstufe fehlt, ebenso wie ein Permafrostboden (Weiteres bei WALTER 1974, S. 42–51).



Abb. 8.8.4: Ein von Menschen unberührtes Gebirge am Nordufer der Achomten-Bucht auf Kamchatka vom Meeresufer bis etwa 1000 m NN ansteigend (Foto E. HULTEN). Die Aufnahme im September zeigt deutlich die Höhenstufengliederung: Unteres Drittel *Alnus*-Dickicht (dunkel) mit hellen Wiesen dazwischen; in mittlerer Höhe stehen Gruppen von *Betula ermani* mit gerundeten Kronen; über der Birken-Stufe wieder *Alnus,* aber besonders auf steinigen Kämmen *Pinus pumila*-Gebüsch (hell); näher zum Gipfel alpine Wiesen und Heiden. In den stark eingeschnittenen Bachtälern außer den weißen vegetationslosen Stellen alpine Wiesen mit *Rhododendron kamtschaticum.*

Skandinavische Gebirge. In diesem stark ozeanisch getönten Klima wird die alpine Stufe als «Fjelds» bezeichnet. Sie erinnert nach EUROLA (1974) mehr an die alpine Stufe der Alpen als an die oro-arktische, wenn auch in den oberen Stufen schon Permafrost auftritt und die Solifluktion sehr ausgesprochen ist.

Die Waldgrenze wird von *Betula tortuosa* gebildet, in der subalpinen Stufe treten *Juniperus communis* und *Betula nana* auf. Für die Zwergstrauchstufe ist vor allem *Vaccinium uliginosum* bezeichnend, das unter Schnee gut überwintert. Dann beginnen die alpinen Matten mit *Carex rigida,* bis in größeren Höhen mit kurzer Aperzeit das Salicetum herbaceae und Polytrichetum norwegici mit *Webera commutata, Dicranum starkii* und *Anthelia juratzkana* auf weiten Flächen zur Ausbildung kommt. In günstigen Jahren apert das Polytrichetum für einen Monat aus, aber es kann auch 2 oder mehr Jahre von Schnee bedeckt bleiben. Unmittelbar an der Schneegrenze wird die Vegetation durch Solifluktion und Polygonbodenbildung gestört (NORDHAGEN 1928, GJAEREVOLL 1956). Insgesamt erinnert diese skandinavische Vegetation, wie erwähnt, mehr an die alpine der Alpen und nicht an die Verhältnisse in der Arktis und schon gar nicht an die Golez-Stufe.

Das Khibiny-Gebirge. Es liegt auf der Kola-Halbinsel noch nicht im Permafrostgebiet. Aber die Winter sind schon schneeärmer und die Gebirgstundra über der *Betula tortuosa*-Waldgrenze bei 400–500 m NN ist deutlich ausgebildet. In der unteren Gebirgstundra (subalpine Stufe) herrscht *Betula nana* mit einer Bodenschicht aus Moosen und Flechten vor, sowie *Salix glauca, Empetrum, Vaccinium myrtillus* sowie *V. uliginosum,* zusammen mit den Hochstauden *Cirsium heterophyllum, Trollius europaeus, Geranium sylvaticum* u. a.

Die obere Gebirgstundra, die der alpinen Stufe entspricht, ist schon sehr kahl: Die Flechten herrschen stark vor; die *Cetraria*-Tundra mit *Carex hyperborea* und *Festuca supina* ist weiter verbreitet als die Tundra mit Zwergsträuchern (*Empetrum, Vaccinium* spp., *Arctuos, Phyllodoce, Loiseleuria*) und sehr vielen Flechten (8 Cladonien, 4 Cetrarien, 2 Alectorien, *Sphaero-*

phorus, Solorina, Stereocaulon etc.). Dagegen ist die Moostundra mit *Salix herbacea, S. reticulata, Cassiope hypnoides* schon seltener als in skandinavischen Gebirgsteilen. Floristisch ist zu bemerken, daß *Calluna vulgaris* hier noch vorkommt, aber den östlichen Tundren fehlt. *Cassiope hypnoides, Bartschia alpina, Gnaphalium supinum, Nardus stricta, Deschampsia flexuosa* kommen noch im N-Ural vor, fehlen aber den sibirischen Gebirgen.

Spitzbergen. Auch die weiter im Norden liegenden Inseln haben noch ein maritim beeinflußtes Klima. EUROLA (1968) spricht von einer «Fjeldheidevegetation», die noch der skandinavischen Tundravegetation entspricht und unterscheidet folgende Phytozönosen: 1. Deflationsheiden, 2. Flechtenheiden, 3. Trockene Moosheiden, 4. Frische Moosheiden und 5. Schneebodenstellen und führt die entsprechenden Pflanzenlisten von den einzelnen Probeflächen an. Die Standortsbedingungen für die einzelnen Vegetationstypen werden geschildert. Auch machen sich Unterschiede zwischen der mehr ozeanischen Westküste und dem Binnengebiet Spitzbergens bemerkbar. Über der Fjeldheidestufe sind die höheren Berggipfel von Eis und Schnee bedeckt. Auf diesen Schneeflächen entwickelt sich oft eine rötlich gefärbte Algenvegetation («red snow»), wie man sie auch aus anderen Hochgebirgen kennt. Auf Spitzbergen besteht diese Gesellschaft aus 12 Algenarten, unter ihnen als häufigste die bekannte *Chlamydomonas (Haematococcus) nivalis* (KOL and EUROLA 1974). Nach CZYGAN (1970) wird die rote Färbung der Algenzellen durch Keto-Carotinoide bedingt, die bei Stickstoffmangel gebildet werden, wobei gleichzeitig ein Abbau des Chlorophylls erfolgt. Aus den Alpen ist bekannt, daß auf durch Vieh um die Almhütten mit Stickstoff gedüngtem Schnee die rote *Chlamydomonas*-Schneeblüte ergrünt.

HOFMANN (1968) führte geobotanische Untersuchungen in SE-Spitzbergen (SE-Svalbard und Kritöya) durch. Er unterscheidet in unteren Lagen eine geschlossene Moostundra mit *Tomenthypnum nitens* und eine obere als «Fjellmark» bezeichnete fast kahle Stufe. Spitzbergen ist ein hocharktisches Gebiet: Die einzige Holzpflanze ist *Salix polaris,* dazu kommt die niedrige polsterbildende *Dryas octopetala.* Bezeichnend ist, daß die heute noch vorkommenden borealen Arten *Empetrum hermaphroditum, Rubus chamaemorus* und *Vaccinium uliginosum* keine Samen produzieren (EUROLA 1972); man kann sie als Relikte der postglazialen Wärmezeit bezeichnen.

8.9 Pedobiome des Zonobioms VIII

8.9.1 Peino-Helobiom der oligotrophen Moore

Unter einer Moorvegetation (engl. mires) versteht man in der Ökologie Pflanzengesellschaften, die mit einer Torfbildung verbunden sind. Je nach dem Nährstoffgehalt des Torfes spricht man von

eutrophen oder *minerotrophen* Mooren (Wasser nährstoffreich) oder Niedermooren (engl. fens)

mesotrophen Mooren oder Übergangsmooren, die eine Zwischenstellung einnehmen

oligotrophen Mooren (Wasser nährstoffarm) oder Hochmooren (engl. bogs)

Eutrophe Moore kommen in der ganzen gemäßigten Zone vor, sofern das Grundwasser nährstoffreich und kalkhaltig ist, aber nur Spuren von Na^+-Ionen enthält, die in ariden Gebieten bei höherer Konzentration zu einer Verbrackung der Böden führen. *Oligotrophe Moore* sind an nährstoffarmes Grundwasser gebunden, das man an vernäßten Stellen nur dort findet, wo die Böden nährstoffarm sind. Unter den zonalen Böden sind das die *Podzolböden.* Deswegen sind die oligotrophen Moore vor allem innerhalb des Zonobioms VIII verbreitet, außerdem noch in dem stark ozeanischen Klimabereich des Zonobioms VI. Sie können sich auch auf Rohböden bilden, die aus sehr armen Quarzsanden bestehen, wenn diese durch Regenwasser vernäßt werden. Auf anstehenden vernäßten Kalkgesteinsböden bilden sich bei Vernässung zunächst eutrophe Böden, die erst, wenn sich eine mächtigere Torfschicht gebildet hat, die nur durch Regen vernäßt wird, über mesotrophe in oligotrophe Moore übergehen, bei denen der Kalkgehalt des Wassers unter 1 mg $Ca \cdot l^{-1}$ beträgt bei einem pH von 3,7–4,0. Das Moorwasser enthält Humus-Sole und ist braun (wie starker Tee) gefärbt.

Im Zonobiom IX fehlen die oligotrophen Moore, weil es dort nicht zu einer Torfablagerung kommt. Deshalb ist es zweckmäßig, hier die oligotrophen Moore im Rahmen des Zono-

bioms VIII zu behandeln (über tropische oligotrophe Moore, vgl. Bd. 2, p. 98).

Die erste Voraussetzung für die Ausbildung von oligotrophen Mooren ist ein dauernd humides Klima mit kühlen Sommern. Die Wintertemperatur kann von kaum unter 0° C bis zu sehr starken Frösten schwanken, je nach der Kontinentalität des Klimas. Die zweite Voraussetzung ist das Vorhandensein einer Moosdecke aus torfbildenden Moosen. Das sind vor allem die *Sphagnum* spp., im extrem ozeanischen Gebiet auch *Rhacomitrium lanuginosum*. Die von allen Polstern gebildete Torfmasse hebt sich meist uhrglasförmig über die Grundwasserfläche hinaus und bildet dann ein typisches Hochmoor (englisch raised bog). Die Vernässung kommt nur durch das nährstoffarme Regenwasser zustande. Man spricht deshalb von einem oligotrophen *ombrogenen Moor* im Gegensatz zum *topogenen* Moor, das meist durch kalkhaltiges Grundwasser (pH = 5,5–6,0 bis 7,0) vernäßt wird, was beim *eutrophen Niederungsmoor* der Fall ist.

Das soligene Moor hat eine konkave Oberfläche und erhält außer Regenwasser noch von den umgebenden Hängen zufließendes Wasser. Wenn dieses nährstoffarm ist, z. B. zufließendes Schmelzwasser von Schnee im Frühjahr, dann sind die Moore oligotroph, sonst mesotroph oder sogar eutroph.

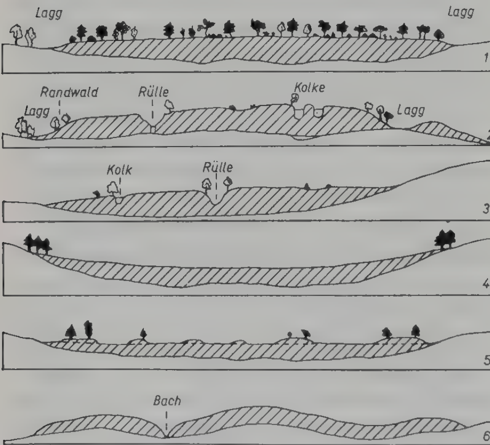


Abb. 8.9.1: Schematische Darstellung der verschieden oligotrophen Moore (nach OSVALD, aus OVERBECK 1950): 1 Waldhochmoor, 2 Typisches Hochmoor, 3 Planhochmoor, 4 soligenes Moor, 5 Aapamoor (Strangmoor, ein nördlicher Typus), 6 Deckenmoor. Von 1 bis 6 zunehmende Humidität des Klimas oder der Vernässung.

Man unterscheidet mehrere Typen von oligotrophen Mooren (Abb. 8.9.1).

Im extrem ozeanischen Gebiet überziehen die oligotrophen Moore ganze Flächen unabhängig vom Relief als *Deckenmoore* (englisch «blanket bogs») das Gelände (vgl. ZB VI).

Das Deckenmoor des «Moor House Natural Nature Reserve» (Cumbria England) war ein sehr artenarmes *Eriophorum vaginatum*-Moor, was man auf das Klima zurückführte. *Eriophorum* deckte 11% der *Sphagnum*-Decke. Alle anderen Arten traten nur ganz vereinzelt auf. Aber es erwies sich als ein durch Beweidung mit Schafen degradiertes Moor. Denn nachdem man es 14 Jahre vor Beweidung geschützt hatte, wurde es zu einem Calluneto-Eriophoretum mit *Rubus chamaemorus, Narthecium ossifragum* und zerstreuten *Trichophorum caespitosum* u. a. Das Blattmoos *Diplophyllum albicans* (Hepaticae) wurde unterdrückt. Diese Entwicklung zeigt folgende Tabelle:

Tab. 8.28:

Deckung	1966	1981
Calluna	0,2%	14,4%*
Eriophorum vaginatum	91 %	81 %
	77 %	59 %
Narthecium ossifragum	–	11,5%

* nach 50 Jahren dürfte *Calluna* absolut vorherrschen.

Im Grenzgebiet zwischen ozeanisch und schon kontinental getöntem Klimagebiet wachsen dagegen die Torfmoose so langsam in die Höhe, daß die Baumkeimlinge Fuß fassen können und das Moor sich mit Kiefern und Birken bewaldet – es bilden sich oligotrophe *Waldhochmoore*.

Bei den *typischen Hochmooren* ist die Hochfläche so stark vernäßt, daß in leichten Senken – den *Schlenken* – das Moorgrundwasser bis zur Oberfläche steht. Das überschüssige Wasser fließt von der gewölbten Hochfläche in Rinnsalen – den *Rüllen* – ab und vernäßt am Fuße des stark geneigten Randwalls die tiefer gelegenen Flächen – den *Lagg* – des Hochmoores. Abb. 8.9.2 zeigt ein solches Moor.

Von *Planhochmooren* spricht man, wenn die Mooroberfläche bei gleichmäßigem Torfmooswachstum eine Ebene bildet. Ist sie leicht konkav und fließt nur im Frühjahr Schmelzwasser zu, so bildet sich ein soligenes oligotrophes

Moor. Entsteht ein solches an leicht geneigten Hängen im kälteren Bereich des ZB VIII, so bilden sich senkrecht zum Gefälle schmale, lang ausgezogene Schlenken, die durch erhöhte strangförmige leichte Wälle gestaut werden. Diese Moore werden als *Strangmoore* oder in Finnland als *Aapamoore* bezeichnet. Auf die Torfhügel oder *Palsen*-Moore kommen wir noch zurück.

Das Verbreitungsgebiet der verschiedenen Moortypen in Europa zeigt Abb. 8.9.3 und in Abhängigkeit von den Höhenststufen sowie der Ozeanität Abb. 8.9.4.

Die heutige Verbreitung der großen Hochmoorflächen in Osteuropa zeigt Abb. 8.9.5. Auf sie entfällt fast vollständig die nicht von Nadelwäldern früher oder heute eingenommene Fläche. Abb. 8.9.6 zeigt eine noch ursprüngliche Hochmoorlandschaft mit Nadelwaldinseln, Abb. 8.9.7 die Randzonen zwischen Nadelwald und *Eriophorum vaginatum*-Moor.

Besonders reich an Mooren ist Finnland; auf sie entfallen namentlich im mittleren Teil 40–60% der gesamten Fläche (Abb. 8.9.8).

Dort wird auch ein besonderer Hochmoortypus angetroffen, das *Kermi*-Hochmoor. Sobald die Hochmoorfläche ein leichtes Gefälle hat, wachsen die Bulten am unteren Rand und seitlich stärker in horizontaler Richtung als am oberen Rand, an dem sich das Wasser staut und der deshalb steiler ist. Die Bulten nehmen dadurch eine längliche Form in der Richtung senkrecht zum Gefälle an, bis sich einzelne parallele Stränge ausbilden, die als «Kermi» bezeichnet werden.

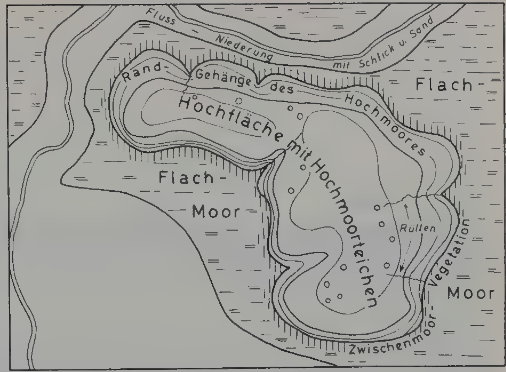


Abb. 8.9.2: Ein typisches Hochmoor (Augstumalmoor im Memeldelta, nach C. A. Weber, aus Walter 1968) mit Blänken (Hochmoorteichen), Rüllen und einem Lagg (mesotrophes Zwischenmoor in ein eutrophes Niedermoor (Flachmoor) übergehend.

Eine ganz ähnliche Struktur zeigen die bereits erwähnten, weiter im Norden verbreiteten *Aapamoore*. Die Kermimoore sind jedoch ombro-



Abb. 8.9.3: Die Hauptverbreitungsgebiete der einzelnen Moortypen in Nordeuropa (nach Katz und Eurola, aus Overbeck 1950). 1 Palsenmoore, 2 Aapamoore, 3 typische Hochmoore, 4 Deckenmoore, 5 Waldhochmoore, 6 Gebirgsmoore. Weiße Flächen südlicher mit vorwiegend eutrophen topogenen Mooren.

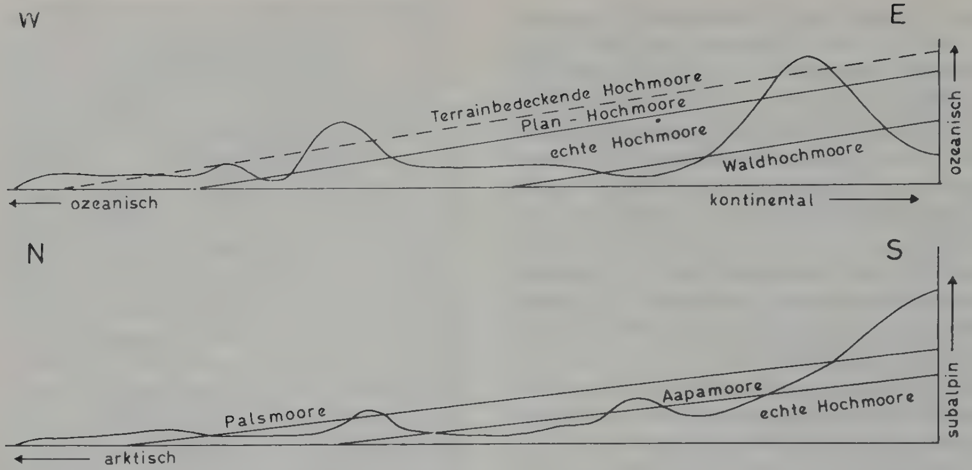


Abb. 8.9.4: Verbreitung der Moore nach Höhenstufen im westlichen Europa, gezeigt an 2 schematischen Profilen von W nach E und N nach Süd (nach OSVALD, aus OVERBECK 1950).

Abb. 8.9.5: Tatsächliche heutige Verbreitung der großen Moorgebiete in Osteuropa nach detaillierter farbiger Karte aus «Rastitelnost» (Vegetation der europ. USSR), vereinfacht gezeichnet von A. BENZING. 1 Typische oligotrophe, ombrogene Moore, 2 moorige Flächen in der Tundrazone, 3 bewaldete Moore, 4 große eutrophe Niederungsmoore (vor allem im Pripyet-Becken), 5 dasselbe, aber kleinflächig. T = Tallin (Reval), R = Riga, V = Vilnyus (Wilna), Mi = Minsk, K = Kiyev, M = Moskau. 2 und 3 als Zahlen eingetragen.



Abb. 8.9.6: Ursprüngliche Moorlandschaft des geschützten Urwaldgebietes Wepsi-Höhe (Mittlere Taigazone 220 m NN) mit Nadelwaldinseln, im Vordergrunde auf dem Moor *Pinus sylvestris* (Foto S. A. Dyrenkov).



Abb. 8.9.7: Wie auf Abb. 8.9.6, aber Übergangszone vom Wald zur *Eriophorum vaginatum*-Moorfläche (Foto S. A. Dyrenkov).

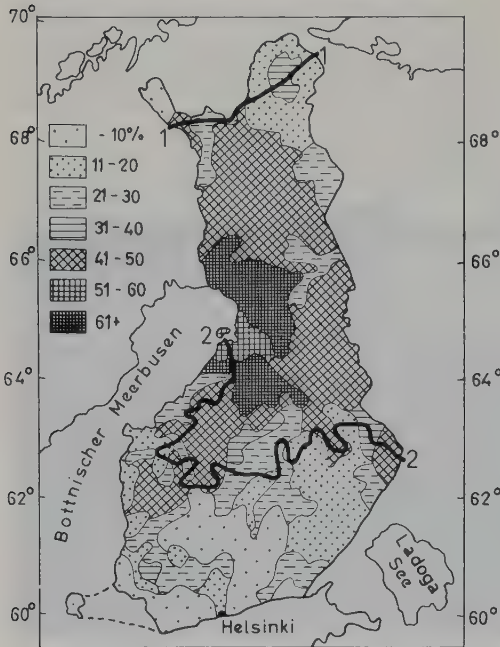


Abb. 8.9.8: Anteil der Moore (%) an der Gesamtfläche in Finnland (nach ILVESSALO). 1–1 Grenze zwischen Palsen- und Aapamoorgebiet, 2–2 Grenze zwischen Aapa- und Hochmoorgebiet (nach RUUHIJÄRVI und EUROLA, aus WALTER 1968).

troph, auch die vertieften Stellen zwischen den Strängen, die länglichen Schlenken. Bei den soligenen Aapamooren dagegen sind die langgestreckten vertieften Stellen, die in Finnland als «Rimpis» und in Schweden als «Flarke» bezeichnet werden, minerotroph und ihre Vegetation ist sehr einförmig (*Carex-* und *Eriophorum-*Arten, *Menyanthes, Scheuchzeria, Equisetum fluviatile, Juncus stygius* u. a.). Sie sind schlammig und nicht betretbar; das Wasser steht in ihnen ohne zu fließen, auch wenn sie eine Länge von mehreren 100 Metern haben. Sie erstrecken sich senkrecht zum Gefälle und werden durch höhere Wälle, die *Stränge,* mit ombrotropher Vegetation, voneinander getrennt, so daß sie im Gefälle Stufen bilden, wie die Terrassen bei einem Reisfeld. Das minerotrophe Wasser in den Rimpis steht in diesen besonders hoch im Frühjahr nach der Schneeschmelze. Es wird durch die Stränge gestaut, durchbricht diese jedoch an den tiefsten Stellen und fließt dann in das nächste untere Rimpi.

Bei der Aufwölbung der Stränge von Aapamooren spielt das Bodeneis eine gewisse Rolle, das sich in ihnen bis weit in den Hochsommer hinein hält. Wichtiger dürfte aber die seitliche Schubwirkung der Eisdecke sein, die die Rimpis im Winter bedeckt und sich in horizontaler Richtung ausdehnt. Bodenfließen ist nicht beteiligt; denn die Rimpis sind bei flachem Gefälle gut ausgebildet und fehlen bei steilem. Noch stärker macht sich die Bodeneiswirkung weiter im Norden bei den Palsenmooren bemerkbar. In der Übergangszone zu diesen unterscheidet man in Finnland die *Pounikkos.* Das sind Bultenkomplexe, die ebenfalls vom Bodeneis gehoben werden (Abb. 8.9.9).

Da die Palsenmoore vor allem in der Waldtundra vorkommen, werden wir sie im nächsten Abschnitt genau behandeln (p. 487).

Die Hochmoore sind erst im Postglazial schon bald nach dem Rückzug der Gletscher auf verlandenden Seen entstanden. Das Moorprofil beginnt in diesem Falle unten mit Seeablagerungen, auf die eutrophe Torfe mit Schilf- und Seggenresten folgen, darüber mesotrophe Torfe und schließlich oligotrophe Torfe aus *Sphagnum* mit Resten von Hochmoorpflanzen (unten stärker, oben schwächer humifiziert). Die meisten Hochmoore bildeten sich jedoch später durch Versumpfung von Wäldern auf Rohhumusböden. Am Grunde der Torfschicht findet man dann die Stubben der abgestorbenen Bäume und Torf mit Holzresten. Die Torfprofile der ältesten Moore ermöglichen mit Hilfe der Pollenanalyse die Aufklärung der Waldgeschichte in der Postglazialzeit mit dem für die einzelnen Gebiete typischem Baumartenwechsel und dessen genauere Datierung mit der ^{14}C-Methode.

Zusammenfassende Darstellungen der mitteleuropäischen Moore liegen von OVERBECK (1975) und unter stärkerer Berücksichtigung der angewandten Probleme von GÖTTLICH (1980) vor.

8.9.2 Ökologie der Hochmoore

Die wichtigsten Pflanzen der Hochmoore sind die Torfmoose, d. h. die *Sphagnum-*Arten, deren anatomischer Aufbau (den wir als bekannt voraussetzen) es ihnen erlaubt, Wasser wie ein Docht kapillar aufzusaugen und es wie ein Schwamm festzuhalten. Im wassergesättigten Zustand kann ein *Sphagnum-*Polster das Vielfache seines Eigengewichtes an Wasser speichern. Das gibt den *Sphagnum-*Arten, die ein Austrocknen nicht vertragen, die Möglichkeit, über den Grundwasserspiegel des Moores hinauszuwachsen. Die einzelnen Arten verhalten sich in

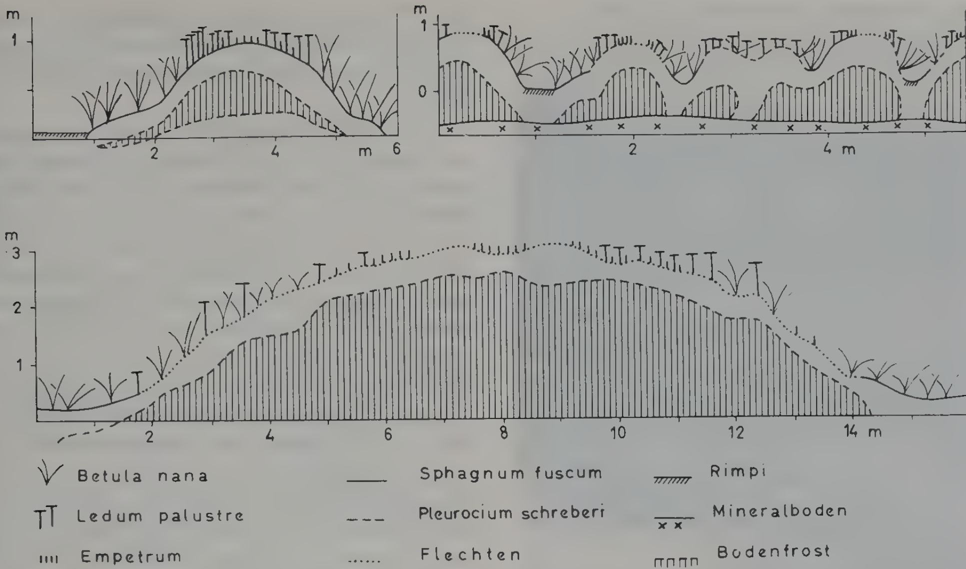


Abb. 8.9.9.: Querschnitte durch einen Strang eines Aapamoores (links oben), eines Pounikkos-Moores in Lappland (rechts oben) und eines großen Torfhügels (vgl. Höhenmaßstab) der Palsenmoore (unten). Das Bodeneis ist schraffiert (nach Ruuhijärvi, aus Walter 1968).

dieser Beziehung verschieden (Abb. 8.9.10). Das hat zur Folge, daß gewisse Arten, wie *Sphagnum cuspidatum* in den nassen *Schlenken* wachsen, während andere kleine Erhebungen bis etwa 50 cm Höhe – die *Bülten* – bilden. Auf diesen wächst *S. magellanicum* (= *medium*) mehr an der Basis, andere wie *S. parvifolium, S. rubellum* oder *S. acutifolium* etwas höher, und *S. fuscum* oft am Gipfel. Trocknet ein Bult im oberen Teil zwischendurch aus, dann werden die Torfmoose durch andere trockenresistente Moose *(Polytrichum strictum, Entodon schreberi)* oder sogar Flechten *(Cladonia, Cetraria)* ersetzt. Ein Bult wächst dann nicht mehr in die Höhe und wird von Zwergsträuchern (oft *Calluna*) bewachsen (Abb. 8.9.20).

Die Oberfläche eines Hochmoores weist deshalb ein mehr oder weniger ausgeprägtes Mikrorelief auf (Abb. 8.9.11) wobei letzteres aus Bülten und Schlenken besteht (Abb. 8.9.12 und 8.9.13).

Wenn sich mehrere Schlenken vereinigen und ständig eine freie Wasseroberfläche aufweisen, werden sie als *Blänken* oder *Kolke* bezeichnet. Sie sind mit dunklem Moorwasser gefüllt; ihre Tiefe ist maximal 3 m, meistens jedoch nur 1½–2 m; doch haben sie keinen festen Grund, sondern sind mit feinem Torf-Detritus gefüllt. Ihre Entstehung ist auf Trockenjahre zurückzuführen, wenn die Sphagnen in den Schlenken absterben und sich Algen massenhaft vermehren; im folgenden nassen Jahr füllt sich dann die Schlenke mit Wasser und wird zum Kolk. Bei

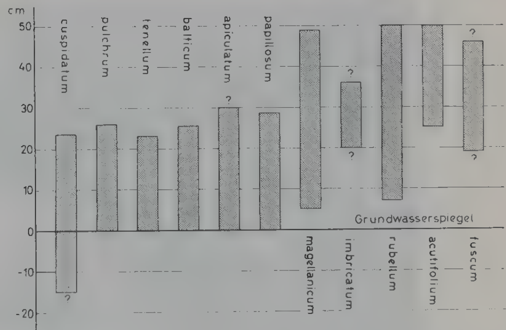


Abb. 8.9.10: Höhenbereich über dem Grundwasserspiegel, in dem die verschiedenen *Sphagnum*-Arten zu wachsen vermögen (nach K. Müller, aus Walter 1968).

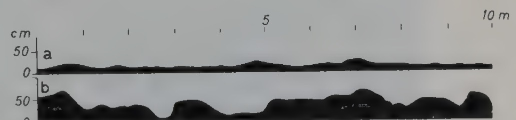


Abb. 8.9.11: Mikrorelief von 2 Mooren (doppelt überhöht): a = relativ flach, b = mit stark ausgebildeten Bülten und Schlenken (nach Overbeck 1950).



Abb. 8.9.12: Bülten und Schlenken im Rotmoos (1100 m NN, Lunz in Niederösterreich) bei sehr hohem Wasserstand (Foto REDINGER).

einem üppig wachsenden Hochmoor können sich die Bülten und Schlenken zeitlich abwechseln – man spricht von einem *Regenerationsprozess:*

Die höheren Bülten trocknen aus und zerfallen, während die Torfmoose in den Schlenken rasch in die Höhe wachsen, d. h. der frühere Bult wird dann zur Schlenke, die Schlenke zum Bult. Doch wachsen viele Moore gleichmäßig in die Höhe. Aber die meisten Moore sind heute durch Eingriffe des Menschen (Abflußgräben) teilweise entwässert und wachsen kaum noch (Stillstandkomplexe) oder sie werden von Zwergsträuchern überwachsen (Verheidung).

Außer den Moosen findet man auf den Hochmooren eine typische Blütenpflanzenflora.

Die wichtigsten Arten sind: *Eriophorum vaginatum, Trichophorum caespitosum, Rhynchospora alba, Carex limosa, Drosera rotundifolia, D. anglica, Andromeda polifolia, Vaccinium oxycoccus, V. vitis-idaea, V. uliginosum, Calluna vulgaris, Empetrum nigrum.* Dazu kommen mehr im Westen *Narthecium ossifragum, Erica tetralix, Drosera intermedia* und *Eriophorum angustifolium,* nur im Osten *Ledum palustre* sowie *Chamaedaphne calyculata,* im Norden *Rubus chamaemorus, Betula nana* und *Scheuchzeria palustris.*



Abb. 8.9.13: Eine einzelne Schlenke zwischen *Eriophorum vaginatum*-Bülten bei tiefem Wasserstand; Teufelssee bei Berlin (Foto K. HUECK, aus WALTER 1927).

Tab. 8.29: Jahreszuwachs (in cm) der Torfmoose in Osteuropa (nach GREBENSHCHIKOVA, aus WALTER 1968)

Sphagnum-Art	pH	Höhe über Grundwasser	linearer Jahreszuwachs	Mittlerer Zuwachs
fuscum	4,38	23–37	0,5–0,9	0,7
magellanicum	4,18	14–26	1,1–1,3	1,2
papillosum	4,08	9–16	1,0–2,0	1,4
parvifolium	4,17	5–16	2,4–3,5	3,3
dusenii	3,75	1–4	2,8–5,4	4,2
cuspidatum	3,70	0,5	4,1–10,7	7,1

Diese Blütenpflanzen, deren Samen auf der Torfmoosoberfläche keimen, müssen:

1) sehr anspruchslos sein und mit dem nährstoffarmen, sauren Substrat auskommen und

2) sich an die fortdauernde Erhöhung der Mooroberfläche durch das Emporwachsen der Torfmoose anpassen.

Das jährliche Höhenwachstum der *Sphagnum*-Polster beträgt in Nordwestdeutschland für *Sphagnum magellanicum* 3,5–11,7 cm, für *S. rubellum* 3,3–10,7 cm je nach der Wasserversorgung. Bei fehlenden Niederschlägen hängt das Höhenwachstum sehr stark von der Höhe der Sproßspitzen über dem Moorwasserspiegel ab, d. h. es nimmt mit zunehmender Höhe der Bülten ab. Für das kontinentalere Osteuropa werden geringere Höhenwachstumswerte angegeben (Tab. 8.29).
Dieses Höhenwachstum der Mooroberfläche darf nicht mit dem Höhenwachstum des ganzen Hochmoores gleichgesetzt werden. Denn bei der Vertorfung der toten Moosteile treten Stoffverluste ein und die Torfmasse wird mit der Zeit durch den Druck der darüberliegenden Torfschichten immer mehr zusammengepreßt, so daß die jährliche Erhöhung des Gesamtmoores nur etwa ½–1 mm beträgt (meist weit unter 1 m in 1000 Jahren), doch wurde in der Rhön bei rasch wachsenden Moorteilen ein Wachstum der Torfmasse von etwa 10–12 cm pro Jahrhundert festgestellt.

Die Anpassung der Blütenpflanzen an die Nährstoffarmut des Substrats, vor allem den Stickstoffmangel, äußert sich in der Ausbildung von Peinomorphosen (früher sprach man von der Xeromorphie der Hochmoorpflanzen). Auf die Bedeutung des Stickstoffmangels für die Hochmoorpflanzen wurde zuerst von FIRBAS (1931) hingewiesen. Eine experimentelle Nachprüfung mit Kulturen erfolgte durch MÜLLER-STOLL (1947) und SIMONIS (1948). Es ist bezeichnend, daß die typische Hochmoorart *Drosera rotundifolia* als Insektivore besser mit Stickstoff versorgt wird und als einzige keinerlei Peinomorphose-Merkmale aufweist.

Die Anpassung an das Höhenwachstum der Mooroberfläche erfolgt auf verschiedene Weise: Abb. 8.9.14 zeigt, daß bei *Drosera* die Blattrosettenbasis jedes Jahr durch Strecken der Internodien im Frühjahr immer wieder auf die neue Moosoberfläche verlegt wird. Bei *Carex fusca* wächst im Frühjahr das Rhizom zunächst vertikal aufwärts, bis es die neue Oberfläche erreicht (Abb. 8.9.15). Durch Ausgraben der im Moos vergrabenen abgestorbenen Teile der Blütenpflanzen läßt sich somit das Höhenwachstum der

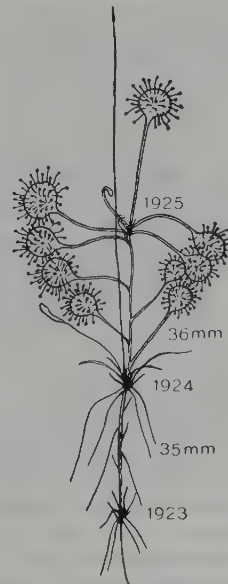


Abb. 8.9.14: Aus einem *Sphagnum*-Rasen herauspräparierte *Drosera*-Pflanze, die ihre Rosette jedes Jahr um über 3 cm höher legte (nach BERTSCH, aus WALTER 1927).



Abb. 8.9.15: Verlegung der Horstbasis von *Carex fusca* im *Sphagnum*-Blut (nach BERTSCH, aus WALTER 1927).

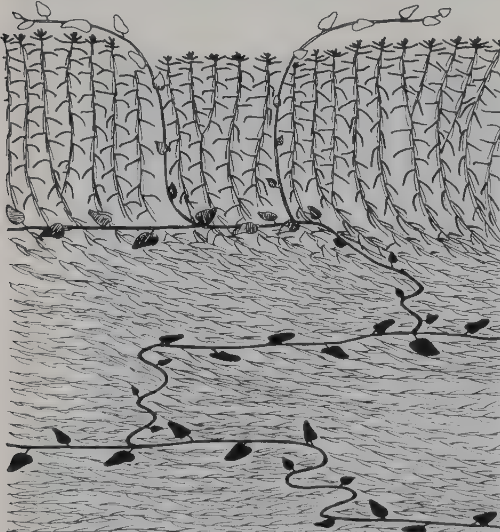


Abb. 8.9.16a: Wachstum von *Vaccinium oxycoccus* in einem *Sphagnum*-Rasen (nach GROSSE-BRAUCKMANN). Die jungen Sprosse wachsen im Frühjahr zunächst senkrecht aus der *Sphagnum*-Schicht, die sie im Vorjahr überwachsen hat, und legen sich dann auf die Moosoberfläche. Die älteren Sprosse werden durch die Verdichtung des Torfes knickig zusammengepreßt (aus WALTER 1927).

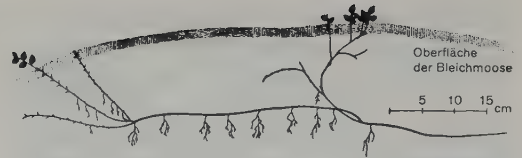


Abb. 8.9.16b: *Vaccinium myrtillus* von *Sphagnum* fast überwachsen (nach BERTSCH, aus WALTER 1927).

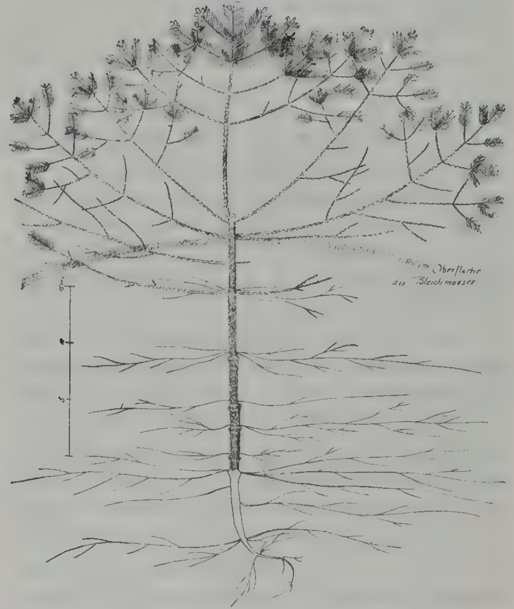


Abb. 8.9.16c: Eine etwa 9jährige Fichte, deren Stamm 20 cm tief von der vertorften Moosschicht eingehüllt ist (nach BERTSCH, aus WALTER 1927).

Moose in den einzelnen Jahren genau bestimmen. Schwieriger haben es die Zwergsträucher: Abb. 8.9.16a zeigt, daß die schlanken Sprosse von *Vaccinium oxycoccus* sich leicht zwischen den Moosen durchzwängen, bis sie an das volle Tageslicht gelangen, dagegen wird *Vaccinium myrtillus* meist von den Moosen überwachsen (Abb. 8.9.16b) und entwickelt sich nur sehr kümmerlich auf langsam wachsenden Hochmooren. Am stärksten behindert werden die Baumarten, von denen man nur *Pinus sylvestris* und seltener *Picea abies* auf schwach wachsenden Mooren findet. Die Lage der Stammbasis wird bei der Keimung festgelegt; nur, wenn das Höhenwachstum des Hauptsprosses das der Moosdecke überbietet, kann der Baum am Leben bleiben; meist ragt bloß der Gipfeltrieb mit wenigen Seitenzweigen aus dem Moor heraus (Abb. 8.9.16c).

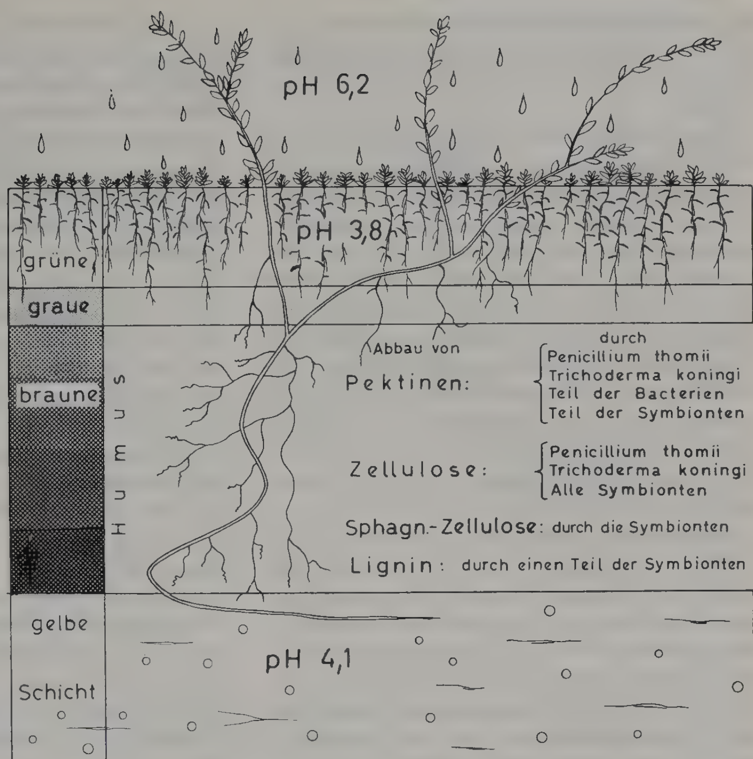


Abb. 8.9.17: Torfprofil von einem typischen Hochmoor mit Angabe der biologischen Vorgänge in verschiedener Tiefe (nach BURGEFF 1961 verändert). Nähere Erläuterungen im Text. Die Kreise in der gelben Schicht deuten Gasblasen (Methan) an.

Daß die Waldhochmoore ausschließlich im leicht kontinentalen Klimagebiet vorkommen, wo die Torfmoose infolge der Trockenheit kaum noch wachsen, ist deshalb verständlich.

Die Verhältnisse im oberen Teil des Torfprofils hat BURGEFF (1961) genauer studiert.

Abb. 8.9.17 stellt eine kurze Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse von BURGEFF (1961) dar. Das Regenwasser fällt auf die Moosdecke und sickert tiefer in den Torf ein. Das Moorprofil besteht zuoberst aus einer grünen, einige Zentimeter tiefen *Sphagnum*-Schicht, die stark sauer reagiert (pH = 3,8!). In einer Tiefe, in die kein Licht mehr eindringt, sterben die Moossprosse ab, was am Profil an einem schmalen grauen Horizont zu erkennen ist. Darunter folgt eine nach unten zunehmend dunkler werdende, braunschwarze Schicht, in der die Humifizierung des Torfes erfolgt. Sie schließt mit dem Grundwasserspiegel ab und enthält noch O_2. Die feinen Ericaceenwurzeln breiten sich in dieser Schicht aus. Nach unten zu sterben sie ab, aber man findet noch lebende unterirdische Sproßteile. Hier erfolgt der teilweise Abbau der organischen Verbindungen durch freilebende oder symbiontische Pilze.

Unterhalb des Grundwasserspiegels ist der Torf gelblich gefärbt und enthält viel H_2S; unter den anaëroben Bedingungen tritt eine Eiweißfäulnis und Desulfurikation von Sulfaten ein, die mit dem Regen (oxydiertes SO_2) dem Moor zugeführt werden (im Voralpengebiet am Chiemsee pro Jahr 10–14 kg · ha^{-1}). Diese Schicht beginnt unter Bülten in 40–80 cm Tiefe, in Schlenken in 5–30 cm Tiefe. Nur *Carex*-Rhizome mit ihren großen Interzellularen kommen in ihr lebend vor[1]; der pH-Wert ist 4,1. Durch die anaëroben Gärungen entstehen in den tieferen Torfschichten Gase, die stellenweise als Bla-

[1] Der Sauerstoffgehalt ist bei strömendem Grundwasser viel höher als bei Staunässe. Deshalb kommt *Molinia coerulea* bei Staunässe nicht vor; lebende Wurzeln von *Molinia* findet man nur, wenn H_2S fehlt und rH – das Redoxpotential – über 1,2 liegt. Im Gegensatz dazu hält *Menyanthes* (ähnlich auch *Carex inflata*) H_2S in Konzentrationen von 8 mg/*l* und ein rH von 0,98 aus. Den Wurzeln wird in diesem Fall von innen O_2 zugeführt; an ihrer Epidermisoberfläche fällt Eisenhydroxid aus, wodurch das Eindringen von H_2S verhindert wird (ARMSTRONG and BOATMAN, 1967).

sen an die Oberfläche treten. Sie enthalten CH_4, H_2, N_2, CO_2 und H_2S. Dort, wo sie austreten, kann man oft den Geruch von H_2S wahrnehmen.[2]

Die Ericaceen zeichnen sich durch ihre endotrophe Mykorrhiza aus. BURGEFF konnte zahlreiche symbiontische Pilze der Ericaceen isolieren; zwei davon wurden bestimmt: *Cladosporium macrocarpum* PREUSS und *Oligodendrum griseum* ROBAK. Die Mykorrhiza bedeutet eine sehr starke Erweiterung der unterirdischen, aufnehmenden Organe der Ericaceen und kann uns deren große Anspruchslosigkeit erklären. Die Pilze dürften durch die reichlich in den Wurzelzellen vorhandenen Katechin-Gerbstoffe angelockt werden. Sie führen den Ericaceen ihrerseits mineralische Nährstoffe zu. Eine N-Bindung findet nicht statt.

Für eine Reihe von *Sphagnum*-Arten, insbesondere auf Bülten, ist eine Rotfärbung der Zellwände charakteristisch, hervorgerufen durch Verbindungen, die an Anthozyane erinnern, sich aber von diesen chemisch unterscheiden. Durch Kulturversuche konnte nachgewiesen werden, daß der wichtigste auslösende Faktor für diese Verfärbung eine tiefe Temperatur um 2,5 °C ist, wobei jedoch andere wachstumshemmende Faktoren mit hineinspielen. Stark rot gefärbte *Sphagnum*-Rasen, bei denen auch ein Chlorophyllabbau eintritt, können als geschädigt betrachtet werden. Frisch austreibende, gut mit Wasser versorgte Rasen verfärben sich nicht (RUDOLPH 1965).

Es zeigt sich, daß die Hochmoore sehr extreme Temperaturen aufweisen, namentlich dann, wenn ihre oberste Schicht (insbesondere der Bülten) austrocknet und infolgedessen eine sehr geringe Wärmekapazität besitzt. Das ist bei entwässerten Hochmooren der Fall, die nachts bei Ausstrahlung sich stark abkühlen und deshalb spätfrostgefährdet sind und sich am Tage bei Einstrahlung stark erhitzen. Bei trockenem Torf wurden an der Oberfläche maximal 77 °C gemessen, auf schwarzem Torf der *Polytrichum strictum*-Bulte 69 °C, bei trockenen, noch nicht geschädigten Torfmoosrasen 60 °C, bei nassen dagegen maximal nur 43 °C und auf Torfmoosdecken in Schlenken nie über 36 °C (SCHMEIDL, 1965).

Die eingehendsten ökologischen Untersuchungen der Hochmoore verdanken wir FIRBAS (1931). Den extremen Temperaturen entsprechend, sind auch die mit dem Piche-Evaporimeter (grünes Papier) gemessenen Verdunstungswerte bei starker Einstrahlung um die Mittagszeit für das mitteleuropäische Klima sehr hoch (Abb. 8.9.18): In 2 cm über dem Boden wurden Stundenwerte von 0,6–0,8 ml (max. 0,87 ml) gemessen und in 30 cm über dem Boden um 1,0 ml (max. 1,42 ml). Andererseits dringt im Winter der Frost zwar nicht sehr tief in den Boden ein, aber das Eis schmilzt sehr spät, und die Vegetationsentwicklung verspätet sich im Frühjahr sehr stark. Der Boden bleibt selbst im Sommer schon in geringer Tiefe relativ kalt. Mittags kann das Temperaturgefälle im Boden sehr steil sein und die Temperaturdifferenz zwischen 1 cm und 12,5 cm Tiefe über 20 °C betragen. Das Lokalklima der Hochmoore ist somit ausgesprochen kontinental: Hohe Erwärmung der Oberfläche bei Einstrahlung, aber zugleich tiefe Temperaturen der Wurzelböden, Frostgefährdung in klaren Nächten, lange Andauer des Frostes im Boden, tiefe Mittel der Lufttemperatur und Verkürzung der Vegetationsperiode. Es ist deshalb verständlich, daß wir auf den Hochmooren boreale Florenelemente und selbst *Glazialrelikte* finden. Die typischen Hochmoorpflanzen zeichnen sich mit Ausnahme der insektivoren *Drosera* durch anatomisch-morphologische Merkmale aus, die man als «xeromorph» zu bezeichnen pflegte, wie relativ geringe Oberflächenentwicklung der Assimilationsorgane, dikke Epidermisaußenwände, größere Stomatadichte, starke Ausbildung des Leitungssystems, aber andererseits doch ein lockeres Mesophyllgewebe. Diese Eigenschaften sind am ausgeprägtesten bei den Pflanzen, die auf den nassen Sphagneten stehen, und nicht bei denen der trockenen Bülten. Der Wasserhaushalt dieser Pflanzen ist ausgeglichen. Die osmotischen Werte sind nur im kalten Winter erhöht. FIRBAS hatte deshalb die Vermutung ausgesprochen, daß die «Xeromorphie» nicht durch eine erschwerte Wasserversorgung, sondern durch Nährstoffarmut des Substrats bedingt wird. Spätere Untersuchungen ergaben auch, daß vor allem Stickstoffmangel eine Rolle spielt (MOTHES 1932, MÜLLER-STOLL 1947, SIMONIS 1948). Es sind also *Peinomorphosen*.

Erstaunlich erscheint einem zunächst die Feststellung von OVERBECK, daß die Schlenkenmoose unter einer Sommertrockenheit, wenn

---

[2] Die chemische und mikrobiologische Zersetzung von *Juncus squarrosus*-Blättern wurde zwei Jahre lang verfolgt und ergab einen Trockensubstanzverlust von 20–30% pro Jahr (LATTER and CRAG 1967).

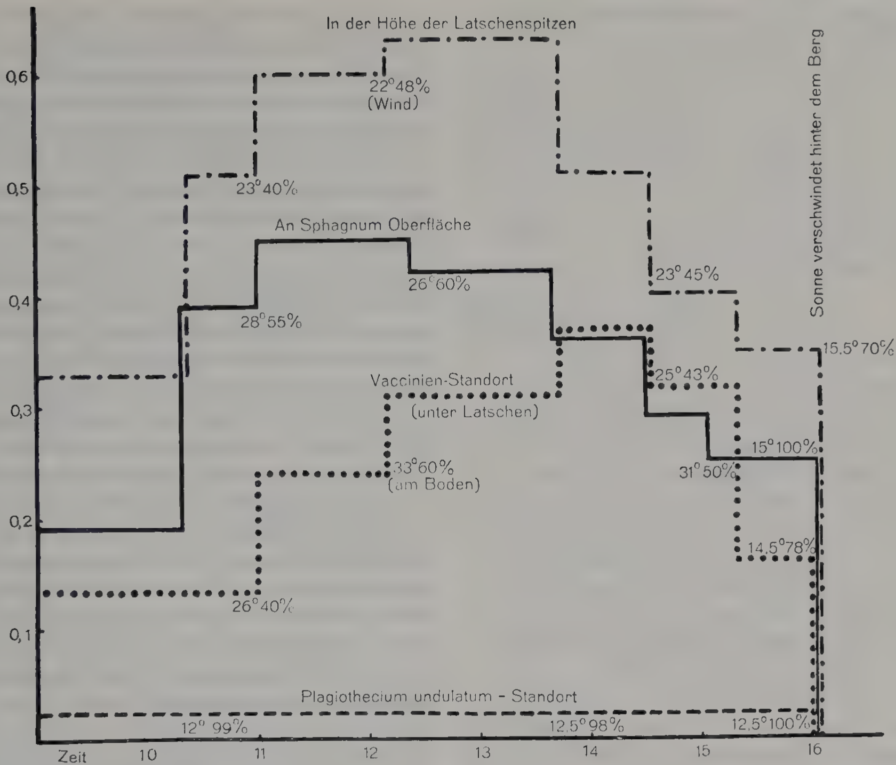


Abb. 8.9.18: Evaporationsmessungen mit Standard Piche (grünes Papier) auf dem Rotmoos bei Lunz a. See (Niederösterreich) Mitte September Abszisse: Zeit in Stunden, Ordinate: verdunstete Wassermenge in ml · h^{-1}. Am schattigen Standort von *Plagiothecium* unter Latschen läßt sich die Verdunstung kaum messen (nach WALTER 1928).

das Grundwasser absinkt, stärker leiden als die Bültenmoose (Abb. 8.9.19). Aber das hängt von der Wassermenge ab, die im Polster gespeichert wird. Das dichte Moospolster vom Bültenmoos *Sphagnum rubellum* hält in 100 cm^3 des gestochenen Moospolsters 40 g Wasser zurück, das weniger dichte von *S. magellanicum* 19 g und das lockere vom Schlenkenmoos *S. recurvum* nur 10 g.

Entsprechend ist der Zuwachs der Moose je nach der Wasserversorgung in den Schlenken und in verschiedener Höhe auf den Bülten sehr unterschiedlich. Infolgedessen ist auch die Bewachsung mit Blütenpflanzen ebenfalls verschieden. Die einzelnen Bülte weisen eine bestimmte Zonation von unten nach oben auf. Die Abb. 8.9.20 zeigt 2 Beispiele von einem insgesamt feuchteren und einem trockeneren Bult.

Die Blattbildung und deren CO_2-Assimilation wurden bei der wichtigen Moorart *Eriophorum vaginatum* auf einem Deckenmoor der Penninen (England) untersucht (ROBERTSON et al. 1984). Im Jahre 1977 betrug die Blattproduktion $24 \pm 8\,g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$, die höchste stehende Blattmasse war im Juli – September $38 \pm 5\,g \cdot m^{-2}$. Neue Blätter wurden dauernd gebildet, maximal im Juni – September, die Absterberate war am höchsten im September – Oktober. Die Lebensdauer der Blätter ist verschieden: Die im Frühjahr gebildeten starben im selben Jahr ab, die später gebildeten überwinterten und überlebten die nächste Vegetationszeit; die sehr spät gebildeten entwickelten sich erst im nächsten Frühjahr. Die im Frühjahr gebildeten assimilierten im Juni 0,29–0,35 mg $CO_2 \cdot sec^{-1}$, aber gegen Ende des Jahres unter ungünstigeren Außenbedingungen und wegen Alterung weniger. Bei den überwinterten Blättern betrug die CO_2-Assimilation nur 40–50% der Maximalwerte.

Die Produktion der Blütenpflanzen auf dem ombrotrophen Hochmoor Skattlösberg Stormosse, dessen Vegetation SYÖRS vor fast 40 Jah-

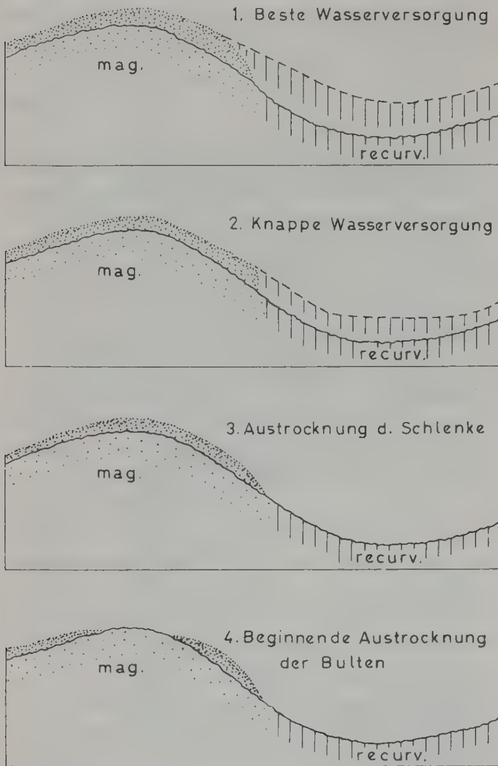
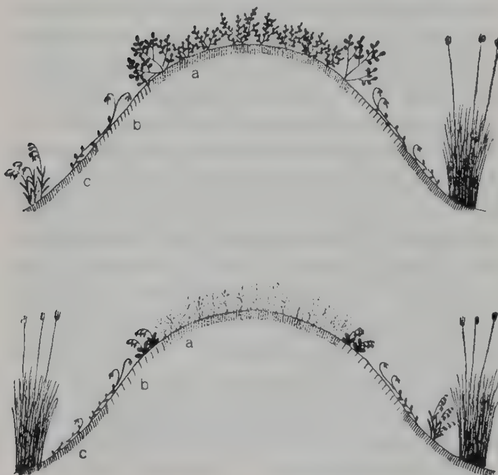


Abb. 8.9.19: Schematische Darstellung des Zuwachses (über der Bodenoberflächenlinie) des Bültenmooses *Sphagnum magellanicum* und des Schlenkenmooses *Sph. recurvum*. Letzteres stellt das Wachstum schon bei 3 ein, ersteres wächst noch bei 4 ein wenig, nur auf dem Bultgipfel nicht (nach Overbeck und Mappach, aus Walter 1968).



ren beschrieb, untersuchte Backeus (1985). Es liegt im Bergland Zentralschwedens in 265–285 m NN, etwas nördlich vom 60° N. In den Jahren 1980–82 wurde das Wachstum und die Produktion einzelner Pflanzen der 14 wichtigsten Hochmoorarten bestimmt und die Phytomasse der Blütenpflanzen pro Fläche berechnet. Sie betrug auf den Bülten 2,7 t · ha^{-1}, auf den ebenen Flächen nur 0,68 t · ha^{-1} und den Schlenken noch weniger um 0,35 t · ha^{-1}. Die oberirdische Netto-Primärproduktion war entsprechend gering: 0,83, 0,61 und 0,35 t · $ha^{-1} \cdot a^{-1}$. 2 Maxima der Produktion traten auf, eines im Juni, das zweite im August, wenn die Abhärtung der immergrünen Blätter und der späte Holzzuwachs bei *Calluna* und *Andromeda* erfolgten. Die Hauptproduktion wird von der Moosdecke erzielt. Das Längenwachstum der Sprosse von *Betula nana, Calluna* und *Andromeda* ist deutlich temperaturabhängig, das Wachstum der *Eriophorum vaginatum*-Blätter dagegen nicht. Die Pflanzen blühen schwach, Keimlinge findet man selten. Die Vermehrung erfolgt vegetativ.

In der umfangreichen Arbeit von Sonesson (1980) wird ein Moorkomplex unweit von Abisko in Nordschweden (68°21′ N, 19°05′ E), der auf Permafrost sich entwickelt hat, im Rahmen des IBP 1968 bis 1971 untersucht. Von der 25 ha großen Gesamtfläche sind 15 ha ombrotrophes Moor. Die minerotrophen Teile werden durch das Vorkommen von *Eriophorum angustifolium, Salix* sp. und *Carex* sp. gekennzeichnet.

Die Ergebnisse sind in 15 Beiträgen verschiedener Autoren enthalten, die sich jeweils mit bestimmten Einzelfragen beschäftigen. Eine Zusammenfassung des Biogeozön-Komplexes als einer Einheit fehlt. Wir müssen deshalb auf die Originalveröffentlichung verweisen.

Interessant ist die Feststellung hinsichtlich der Anwendung der komplizierten Methoden zur Gliederung der Vegetation (Pearsons Korrelationskoeffizient) auf Seite 125: «One may conclude that, had the aim of the study been simply to describe the vegetational structure of Storda-

Abb. 8.9.20: Anordnung der Pflanzenarten auf 2 Bülten (nach Bertsch, aus Walter 1927). Oben: a= *Entodon schreberi* mit *Vaccinium myrtillus* und *V. uliginosum*, b = *Sphagnum parvifolium* mit *V. oxycoccus*, c = *Sph. magellanicum* mit *Andromeda polifolia* oder *Eriophorum vaginatum*. Unten: a = *Polytrichum strictum* mit *Calluna vulgaris*, b = *Sph. parvifolium* mit *V. vitis-idaea* und tiefer *V. oxycoccus*, c = wie bei anderem Bult.

len mire, then the traditional Scandinavian phytosociological approach and a week of work would have sufficed as long as a person skilled in this art was able and willing to do the work. A satisfactory result from the point analysis on the other hand, needed about 400–500 frames, corresponding to at least two full month of work by someone with the skill to recognize species, but nothing more».

Die Moore werden oft als Wasserspeicher angesehen, die bei hohen Niederschlägen den Wasserabfluß günstig regulieren. Das ist ein Trugschluß: Die Moore sind meist so wassergesättigt, daß sie kein zusätzliches Regenwasser in größeren Mengen speichern können.

Entsprechende Messungen wurden 8 Jahre hindurch am Königsmoor in der Mitte zwischen Hamburg und Bremen durchgeführt (Baden und Eggelsmann 1964). Verglichen wurde eine unkultivierte, verheidete Moorfläche (Grundwasserstand −13 cm) und eine kultivierte (Grundwasserstand −70 cm). Die durch die Wasserschwankungen bedingten Oszillationen – das «Atmen» – der Mooroberfläche betrugen beim Moor 11 mm, beim kultivierten Grünland 37 mm.

Entsprechend war die Wasserspeicherungsfähigkeit beim letzteren größer. Die potentielle Verdunstung entsprach fast der aktuellen. Im Winter transpirierten die grünen Ericaceen und die Torfmoose mehr, im Sommer die Pflanzen des Grünlandes. Der mittlere Niederschlag von 645 mm im Jahr (Winter 294, Sommer 351) übertraf die Evapotranspiration, so daß in jedem Monat ein Abfluß erfolgte.

Er betrug in % des Niederschlags:

	im Winter	im Sommer	im Jahr
vom Moor	59%	10%	32%
vom Grünland	65%	9%	34%

Die Unterschiede sind sehr gering; bei einem unberührten Hochmoor, das noch wassergesättigter ist, würde der Abfluß eher rascher erfolgen, das Wasserspeicherungsvermögen somit geringer sein. Näheres über die Hydrologie der Moore findet man bei Eggelsmann (1980).

Über die Jahresproduktion der Torfmoose gibt die Tabelle 8.30 Auskunft.

8.9.3 Die Konsumenten der Moore

Die Hochmoore werden von sehr vielen Tieren besucht, die sich nur zeitweilig auf den Mooren

Tab. 8.30: Jahresproduktion an Trockenmasse (in $t \cdot ha^{-1}$ der *Sphagnum*-Rasen (nach Overbeck aus Walter 1968)

Sphagnum-Art	Schleswig-Holstein	Mittelgebirge (Rhön)	Osteuropa
fuscum	–	4,2–8,0	2,0–3,2
rubellum	2,1–2,6	3,7–9,6	–
magellanicum	2,5–3,5	4,1–7,2	2,0–2,7
parvifolium	–	–	2,7–3,5
dusenii	4,9–6,7	11,2–15,0	–

aufhalten und deswegen nicht zur eigentlichen, an die Moorverhältnisse angepaßten Moorfauna gehören. Für letztere ist das Moor der eigentliche Lebensraum, auf dem auch die Vermehrung stattfindet. Diese Fauna muß an die physikalisch-chemischen Bedingungen des Moorbiotops angepaßt sein.

Das Moor ist relativ kalt und naß, das Wasser ist nährstoffarm und sauer, die als Nahrung dienenden Pflanzenteile sind proteinarm und meist schwer verdaubar. Dasselbe gilt von der Streu. Die zahlreichen Glazialrelikte zeigen, daß die Bedingungen denen der Arktis ähneln. Auf das Plankton und die ausschließlich im Wasser lebenden Tierarten der Blänken, Kolke und nassen Schlenken soll nicht eingegangen werden.

Die Verteilung der einzelnen größeren Tiergruppen auf die verschiedenen Kleinbiotope eines Hochmoores faßt Burmeister in einem Schema zusammen (vgl. Göttlich 1980).

Ein typischer Moorbewohner ist der Gelbrand-Wasserkäfer *Dytiscus lapponicus,* der seine ganze Entwicklung im Moorgebiet durchmacht. Dazu gehören auch die Wasserläufer (Gerriden) und Wasserwanzen (Corixidae, Notonectidae, Nepidae), ebenso viele Libellenarten. Doch sind das alles Räuber. Auffallend hoch ist auch die Zahl der Spinnenarten. Unter den Phytophagen sind die Köcherfliegen (Trichoptera) selten, die Zuckmückenlarven (Chironomidae) häufiger. Bestimmte Arten der algenfressenden Larven der Orthocladinae sind beständige Moorbewohner.[1]

[1] Bei genauer Durchforschung mit mehreren Methoden stellt man fest, daß fast alle Lebensweisen vertreten sind und allein die Zahl der Käferarten in einem norddeutschen Moor fast 1000 beträgt (Grundmann 1984), wobei man aufgrund der Komplexität über die Nahrungsketten fast nichts aussagen kann.

In den an Desmidiaceen reichen *Sphagnum*-polstern findet man viele Protisten (*Difflugia-, Nebelea*-Arten) und Rotatorien; Nematoden sind selten, Regenwürmer und Egel fehlen ganz. Moorbewohner sind dagegen die Bärtierchen (Tardigraden) und Wimperbäuche (Gastrotrichen). Der Laufkäfer *Agonum erecti* besiedelt ausschließlich saure Böden (pH = 4–6). Die schwarze Moorameise *(Formica fusca)* – ein Glazialrelikt – baut an Bülten Nester mit abgestorbenen (daher weißen) *Sphagnum*-Teilen und ernährt sich unter anderem von den Ausscheidungssäften der moorbewohnenden Blattlaus *Anoecia corni,* die an den Wurzeln des Wollgrases saugt. Sehr gering ist die Zahl der Detritusfresser, z. B. der Collembolen, denn die Pflanzenreste vertorfen.

Relativ wenig wird über die Phytophagen berichtet, die ausschließlich an typische Moorpflanzen gebunden sind. Die Raupen des Moorgelblings *(Colias palaeno)* leben ausschließlich von *Vaccinium uliginosum.* Von den Blattläusen sind 5 Arten nur auf Hochmoorpflanzen. Einige Käferlarven leben von *Sphagnum.*

Natürlich sind viele Arten phytophag, ohne nur auf Moorpflanzen beschränkt zu sein.

Die Zahl der Wirbeltiere nimmt mit der Trokkenheit der Moore auffallend zu, während sie den wachsenden, ursprünglichen Mooren fehlen. Das gilt auch für die Mooreidechse und die Kreuzotter. Das Moorschneehuhn ist auf Moorflächen häufig zu beobachten, es frißt die Beeren von *Vaccinium uliginosum,* nistet aber in trockenen Heiden. Für viele Vögel sind die Moore heute Rückzugsgebiete, wie für den Birkhahn, die Bekassinen, Brachvögel, Uferschnepfen u. a. Kurzzeitbesucher sind Enten, Rallen, Großräuber, wie Weihen oder die Sumpfohreule oder Kleinsäuger.

Die Analyse der Rhizopodenschalen in den Torfprofilen erlaubt, feuchtere und trockenere Phasen in der Moorentwicklung zu unterscheiden (Grospietsch, in Göttlich 1983).

8.9.4 Das größte Moorgebiet der Erde in Westsibirien

In Westsibirien erstreckt sich ein riesiges Moorgebiet mit Taigawald-Inseln vom Ural im Westen bis zum Yenisey im Osten über etwa 1800 km und zugleich von der Waldtundra im Norden entlang der Wasserscheide zwischen dem Ob-Einzugsbecken und dem der nördlichen Ob-Nebenflüsse Nadyr, Pur und Taz bis zur Linie Tomsk-Novosibirsk-Omsk und Chelyabinsk (am Ural) über etwa 800 km. Es umfaßt somit die gesamte Taiga-Zone und reicht im Süden sogar in das Zono-Ökoton VIII/VII hinein. 60% der Torflager in der USSR und 40% der gesamten Erde sind hier vorhanden. Es ist bis auf die Siedlungen an den Flußufern weitgehend menschenleer. Die transkontinentale sibirische Eisenbahnstrecke umgeht dieses Gebiet im Süden auf der Strecke Chelyabinsk – Omsk – Krasnoyarsk (Abb. 8.9.21).

Eine kurze Zusammenfassung der älteren russischen Literatur über dieses Moorgebiet in englischer Sprache findet man bei Walter (1977). Ergänzend werden hier noch folgende Arbeiten ausgewertet: Liss und Beresina (1976), Neishtadt (1977), Neishtadt (Hg. 1977), Dobrovolski et al. (Hg. 1977) sowie Khramov und Valuzki (1977).

In diesem riesigen Gebiet sind Erzlager vorhanden, man ist auf Erdgas und Öllager gestoßen, die ausgebeutet werden sollen, was eine intensive Durchforschung notwendig machte.

Entstehung des Moorgebiets

Das gesamte Gebiet ist ein riesiges flaches Bekken, dessen einzelne Teile heute noch absinken. Genaue aëro-geologische Messungen ergaben ein Absinken von 0,07–0,25 mm pro Jahr, was sich besonders bei Strangmooren schon bemerkbar machen kann. Andere Teile sind in leichter Hebung begriffen. Während des Pleistozäns war das Gebiet wahrscheinlich nicht vereist, sondern es fand eine Ablagerung von wasserundurchlässigen alluvialen Lehmen statt. Diese kombiniert mit dem sehr ebenen Relief förderten eine Vernässung des Bodens, verstärkt durch das Vorhandensein von Permafrostboden bis zur postglazialen Wärmezeit.

Die Vermoorung begann vor 10–12 Tausend Jahren und setzte mit besonderer Stärke vor 7–8 Tausend Jahren ein. Es wurden in den Jahren 1965–1975 auf der Fläche von 1 Million km^2 verstreut 10 000 Torfprofile untersucht und 700 Vegetationsaufnahmen gemacht (Liss und Beresina 1976). Dabei ergab sich folgende Vergrößerung der Moorfläche: Sie betrug nach der ^{14}C Datierung:

Vor 8000 Jahren	rund 11 000 km^2
Vor 6000 Jahren	126 500 km^2
Vor 4000 Jahren	348 200 km^2
Vor 2000 Jahren	602 000 km^2
gegenwärtig	786 000 km^2



Abb. 8.9.21: Kartenskizze des riesigen Moorgebietes zwischen dem Uralgebirge und dem Fluß Yenisey in Westsibirien (nach WALTER 1977). Es reicht im Norden bis zur Waldtundra und kann in 3 Biome gegliedert werden: Biom I (das größte) liegt im Bereich der Taigazone des Zonobioms VIII und besteht aus oligotrophen Mooren (Strangmoore und Hochmoore); Biom II im Bereich des Zono-Ökotons VIII/VII der kontinentalen Waldsteppe hat schon ein weniger humides Klima und die Moore sind mehr mesotroph; Biom III bereits in der ariden Steppenzone zeichnet sich durch eutrophe Moore aus, die sogar verbrackt sein können. Auf die weitere Untergliederung der Biome in Biogeozönkomplexe kann hier nicht eingegangen werden.

Auf die Moore entfallen von der gesamten Fläche rund 50%, aber in einzelnen Gebieten sind es 80% (Abb. 8.9.22).

Der größte Moorkomplex im Einzugsgebiet des Vasyugan-Flusses bedeckt eine Fläche von 53 000 km^2 (NEISHTADT 1977).

Hydrologie

Um die Vermoorung des Westsibirischen Moorgebiets zu verstehen, muß man die hydrologischen Verhältnisse im einzelnen genau kennen. Sie wurden sehr eingehend erforscht (NEISHTADT Hg. 1977):



Abb. 8.9.22: Abendaufnahme vom LZ 127-«Graf Zeppelin»-Weltflug im August 1929 (Foto Zeppelin-Museum, Friedrichshafen). Im Vordergrunde weite Fläche mit Strangmooren (Aapamoore), ganz im Hintergrund riesige Moorseen, dazwischen Streifen mit Taiga.

Der Ob-Fluß mit seinem großen Nebenfluß Irtysh ist das größte Flußsystem Sibiriens. Die Länge des Ob ist 3640 km, doch sind es 5300 km von der Irtysh-Quelle bis zur Ob-Mündung ins Eismeer. Die Quellen des Ob werden von den Altai-Gletschern gespeist.

Die Berechnung der Wasserbilanz in der Atmosphäre über dem Westsibirischen Moorgebiet zwischen dem 50. ° und 67,5. ° nördl. Breite ergab, daß über dieser Fläche von 3,3 Millionen Hektar während eines Jahres 5000 km^3 an Wasser in der Atmosphäre fortbewegt werden, wobei ⅓ davon als Niederschlag dem Boden zugeführt werden. Im Januar und Oktober braucht der Wasserdampf der Atmosphäre bei einer Windgeschwindigkeit von 9 m · sec^{-1} nur 2–3 Tage um das ganze Gebiet von Westen nach Osten zu überqueren, im Juli dagegen bei einer Windgeschwindigkeit von nur 2 m · sec^{-1} 7–9 Tage, wobei ein lokaler Wasseraustausch (Niederschlag und Verdunstung) stattfindet. Der Wasserdampf in der Atmosphäre wird von Westen hineingebracht und nach Osten, d. h. nach Zentralsibirien weitergeleitet. Nur im Sommer, vor allem im Juli macht sich bis zu einer Höhe von mehreren Kilometern ein mächtiger Luftstrom von Norden nach Süden bemerkbar, vor allem im westlichen Teil, so daß der Wasserdampf über die Südgrenze des Moorgebiets nach Kasakhstan abgeleitet wird und dort Sommerniederschläge verursacht.

Im allgemeinen sind die Niederschläge höher als die aktuelle Verdunstung, aber im Sommer reichert sich über dem Moorgebiet der Wassergehalt der Luft an, d. h. die aktuelle Verdunstung von der Moor-Oberfläche ist höher als die Zufuhr zu dieser durch Niederschläge; das Moorwachstum hört dann auf.

Diese aeronautischen Untersuchungen wurden ausgeführt, um die Folgen zu beurteilen, die eintreten könnten, wenn der Abfluß des westsibirischen Flußsystems nach Süden in die Wüstengebiete Mittelasiens umgelenkt werden würde. Denn heute dräniert der Fluß Ob mit dem Irtysh das Moorgebiet nicht, sondern begünstigt durch das Frühjahrs- und dann noch Sommerhochwasser (Schnee- und Gletscherschmelze im Quellgebiet) die Vernässung und damit die Vermoorung.

Der Abfluß des Wassers im Frühjahr beim Eisgang ist in Westsibirien besonders ungünstig. Der Eisgang verspätet sich nach Norden in der Richtung zur Mündung. Er vollzieht sich auf dem Irtysh um 7–22 Tage früher als auf dem Ob,

in den er mündet, was einen Rückstau des Ob oberhalb der Einmündung des Irtysh zur Folge hat.

Das bis 12 m hohe Hochwasser im mittleren Lauf der Flüsse hält 3–4 Monate, ja selbst 5 Monate an. Es bedingt einen 4–6 m hohen Rückstau in allen lokalen Nebenflüssen, wodurch der Abfluß vom gesamten Moorgebiet gehemmt wird. Die Länge der dem Rückstau unterworfenen Strecke kann oft das untere Drittel bis zur unteren Hälfte der gesamten Länge der einzelnen Nebenflüsse betragen. Das hat zur Folge, daß auch der Abfluß der Schmelzwässer von den Mooren verlangsamt wird. Oft bilden sich im Frühjahr weit ausgedehnte vom Wasser bedeckte Flächen, aus denen sich die erhöhten Ufer der großen Flüsse kaum hervorheben. Während des Hochwassers erfolgt sogar eine Infiltration des Wassers in die anstehenden Gesteine der Ufer, d. h. die Flüsse führen das Grundwasser nicht ab, sondern stauen es auf. Die Fläche der völlig überschwemmten Auen ist sehr groß. Selbst die Böden, die nicht überflutet werden, weisen Podzol-Profile mit Gleybildung in 1 m Tiefe auf und die Moorschichten sind wassergesättigt. Die gesamte im Moor gestaute Menge hat ein Volumen von etwa 1000 km^3 und entspricht der 2jährigen Abflußmenge des Ob-Irtysh-Flußsystems.

Alle Moore zusammen mit ihren über 100 000 Moorseen in den leichten Senken bilden ein einziges hydrologisches System, das wir als Peino-Helobiom bezeichnen können mit vielen Biogeozön-Komplexen aus Mooren sowie einzelnen Waldinseln oder Waldstreifen an Flußufern, die besser dräniert sind. Der hohe Wasserstand im Sommer fördert das Wachstum der Moore, die sich seitlich immer mehr ausbreiten. Das Klima ist humid. Der Jahresniederschlag beträgt 500 mm, von denen 65% im Sommer und 30% im Winter als Schnee fallen. Die potentielle Evaporation ist mit 240–300 mm niedrig. Die Höhe des Abflußes schwankt zwischen 125–270 mm. Im übrigen ist das Klima temperaturmäßig kontinental. Die frostfreie Zeit beträgt nur 174 Tage, doch die warme Jahreszeit mit Tagesmitteln über 10 °C erreicht 100 Tage. Die Strahlung ist stark, so daß die Stoffproduktion erheblich ist. Dürreperioden im Sommer sind nicht selten; Waldbrände kommen vor. Klimaschwankungen in der Postglazialzeit machten sich bei der starken Wassersättigung der Moore kaum bemerkbar. Die vermoorte Fläche nimmt ständig zu:

In dem Großen Vasyugan-Moormassiv jährlich um 1800–5000 ha, im gesamten Westsibirischen Moorgebiet um 45 000 ha. Dieser Vorgang wird durch die vom Menschen verursachten Waldbrände begünstigt. Im Jahre 1905 brannten 4 Millionen Hektar ab und das war noch nicht der größte Waldbrand.

Die Entwicklung der Moore

Die Moorbildung begann, wie die untersuchten Moorprofile am Grunde beweisen, in der subarktischen Periode des früheren Postglazials in kleinen Senken, die mit mineralsalzarmem Wasser gefüllt waren. Es bildeten sich in diesen mesotrophe *Scheuchzeria*-Torfablagerungen, die am Grunde der Torfprofile eine Humifizierung von 40% aufweisen. Man findet Reste vieler *Sphagnum*-Arten *(centrale, magellanicum, papillosum, cuspidatum, obtusum, dusenii)* mit anderen Moosen *(Meesia triquetra, Calliergon trifarium)* sowie krautigen Arten (*Carex lasiocarpa, Scheuchzeria palustris, Eriophorum vaginatum, Equisetum* sp.).

Im Mittel-Postglazial wurde an Stelle des *Scheuchzeria*-Torfes reiner Hochmoortorf vorwiegend aus *Sphagnum fuscum* abgelagert. Dabei gingen die Hochmoore in Strangmoore (Aapa-Moore) mit großen Schlenken (Rimpis) über. Die aktuelle Evaporation nahm zu, weil die Verdunstung von den Schlenken sehr hoch ist.

Nur dort, wo sich in dem emporwölbenden Moor Abflußrinnen (Rüllen) und kleine Bäche bildeten, das Moor also dräniert wurde, trocknete die obere Moosschicht etwas ab, so daß Bäume und Sträucher Fuß fassen konnten.

Am Rande eines 2 m breiten Moorbaches wuchsen Bäume von *Pinus sibirica, Picea* spp., und *Pinus sylvestris,* darunter Sträucher: *Salix lapponum, S. krilowii, Sorbus aucuparia* mit einer Krautschicht aus *Calamagrostis neglecta* auf Bülten und zwischen diesen *Menyanthes trifoliata* und *Carex rostrata,* in der Moosschicht *Sphagnum magellanicum* und *S. angustifolium.* Einige Meter weiter vom Bach wird es nässer, so daß nur *Pinus sylvestris* in der niedrigen forma *uliginosum* verbleibt, stellenweise auch noch *P. sibirica.* Noch einige Meter weiter findet man nur noch *Pinus sylvestris* in der niederliegenden f. *willkommii* auf Bülten und dazwischen *Trichophorum caespitosum.* Durch das Emporwachsen der in mit Wasser gefüllten Senken entstandenen Moore trat eine Versumpfung der benachbarten Wälder ein, so daß *Eriophorum, Scheuchzeria, Menyanthes* und *Equisetum* in der

Krautschicht überhandnahmen und damit auch deren Vermoorung einleiteten. In diesem Falle findet man am Grunde der Torfprofile Holz- und Borkenreste von *Pinus* und *Betula,* dazu 50% *Eriophorum-* und *Scheuchzeria-*Reste, darüber liegt Übergangsmoor-Torf aus *Carex lasiocarpa, C. rostrata* oder *Salix-*Resten. Nur 2% der untersuchten Moorprofile wiesen am Grunde eutrophe Torfe aus Hypnaceen auf. Im nördlichen Teil des Gebiets gehen die oligotrophen Hochmoore in primäre Strangmoore über dort, wo ein ganz geringes Gefälle vorhanden ist. Die etwas erhöhten Stränge verlaufen senkrecht zum Gefälle als schmale Streifen. Sie stauen das Wasser in den parallel zu ihnen verlaufenden ebenfalls langen und meist etwas breiteren Schlenken (Rimpis) auf, so daß eine Landschaft entsteht, die an die Reisfelder in Südostasien erinnert (Abb. 8.9.23).

Das Gefälle dieser Strangmoore beträgt nach Literaturangaben 0.004–0.0008 oder weniger (0.001–0.0008), wenn nur 10% der Fläche auf die Stränge entfällt und 90% auf die Schlenken und ist stärker, wenn das Verhältnis 80% Stränge und 20% Schlenken ist. Aber diese Zahlen sind nur statistische Mittelwerte. Die Nachprüfung in Westsibirien ergab viele Abweichungen. In einem Falle waren bei einem Gefälle von nur 0,002 sehr große Schlenken vorhanden.

Als Ursache für die Entstehung dieser primären Strangmoore werden folgende Möglichkeiten genannt:

1. Mechanisches Gleiten von Torfmassen am Hang abwärts durch die Schwerkraft bedingt, wobei sich die Risse zu Schlenken ausweiten.
2. Hydrologische Besonderheiten, die durch fließendes Wasser bedingt werden.
3. Thermische Ursachen durch ungleiches Gefrieren und Auftauen der einzelnen Moorteile – also eine Art Solifluktion.
4. Vertikaler Druck von Torfmassen, durch die Gase herausgedrückt werden an schwach zusammenhängenden Moorstellen.
5. Lokales Absinken bestimmter Moorflächen infolge der Verdichtung von tieferen Moorschichten.
6. Unregelmäßige Torfzersetzung, wobei vorgebildete Unregelmäßigkeiten sich noch weiter verstärken.
7. Ausbildung von Schlenken durch Feuer oder Tritt.
8. Emporwölbung der verschiedenen Stränge, wodurch die dazwischen liegenden Flächen zu Schlenken werden.

Wenn man bedenkt, daß die Strangmoore immer nördlich von den typischen Mooren vorkommen, so muß man annehmen, daß die stärkeren Fröste und die Eisbildung mit Solifluktion bei ihrer Entstehung wesentlich beteiligt sind.

Eine definitive Entscheidung ist nicht leicht zu



Abb. 8.9.23: Dasselbe wie Abb. 8.9.22, aber Strangmoorfläche aus geringerer Entfernung, an Terrassen mit überschwemmten Reisfeldern erinnernd.

treffen. Wasserdränage beeinflußt die Struktur des Moores sehr stark. Mit wachsender Entfernung von den Rüllen werden die Schlenken immer weiter. Die Oberfläche der Moore ist dynamisch. Das Höhenwachstum der einzelnen Torfarten schwankt zwischen 0,7–7,1 cm pro Jahr. Auch der Torfzuwachs von etwa 1 mm pro Jahr ist nicht überall gleich.

Es gibt Strangmoore, die sich im Gleichgewicht befinden. Bei diesen ist die Grenze zwischen Strang und Schlenke sehr scharf: Auf den Strängen wächst *Pinus sylvestris* f. *willkommii* mit *Sphagnum fuscum*, in der Übergangszone *S. magellanicum* und *S. acutifolium* und in den Schlenken *Eriophorum vaginatum – Sphagnum balticum* oder *Scheuchzeria palustris – Sphagnum majus* oder letzteres mit *Carex limosa:* Die Schlenken können schmal oder breit sein. Die Torfprofile zeigen, daß die Torfbildung in ihnen gleichmäßig verlief (Abb. 8.9.24, B), aber zuweilen wechselten in der Vergangenheit Schlenken und Stränge ab (Abb. 8.9.24, A). In anderen Fällen zeigt das Profil eine Sukzession von Strängen und Schlenken an (Abb. 8.9.25).

Auf der Wasserscheide zwischen den Nebenflüssen Ket und Tym verdrängen die Schlenken ständig die Stränge. Das Moorprofil von oben nach unten zeigte folgende Veränderungen an:

Pinus sylvestris f. *litwinowii* mit *Ledum palustre, Sphagnum fuscum* und Flechten
(Stränge etwa 40–50 cm hoch)



Dasselbe, aber ohne Flechten



Andromeda-Oxycoccus oder *Chamaedaphne* mit *S. fuscum*
(Bülten etwa 20–40 cm hoch)



Andromeda oder *Betula nana-Chamaedaphne* mit *S. magellanicum*
(Bülten etwa 15 cm hoch)



Andromeda oder *Scheuchzeria* mit *S. papillosum*
(Bülten nur 5 cm hoch, in Schlenken)



Scheuchzeria oder *Rhynchospora* oder *Carex limosa* mit *S. majus*
(Schlenken mit Wasser bis zur Oberfläche)

In neuester Zeit machen sich **Regressions-Phänomene** bemerkbar, die durch einen Überschuß von Wasser verursacht werden. In diesem Falle tritt schon in den obersten Torfschichten Sauerstoffmangel und Methanbildung ein, wodurch die Vegetation oft auf Flächen von mehreren Hektar abgetötet wird. Zwischen diesen mit Moorwasser gefüllten riesigen Schlenken erheben sich die Stränge, auf denen *Pinus sylvestris* f. *willkommii* mit den Zwergsträuchern *Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata* und viel *Oxycoccus microcarpus* (seltener *Betula*

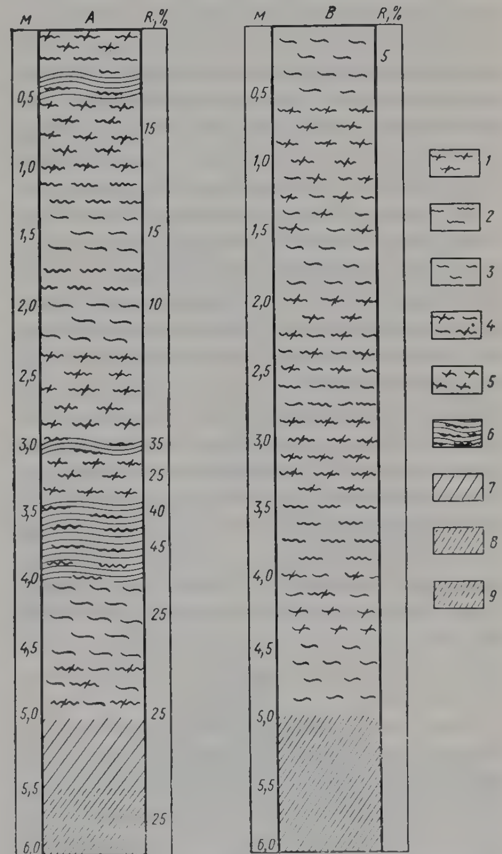


Abb. 8.9.24: Zwei Torfprofile mit eutrophem Niederungsmoortorf am Grunde, überwiegend in oligotrophen Hochmoortorf. Bei A Schlenkentorf (6) mit Bültentorf abwechselnd, bei B Torf homogener, nur verschiedene Bülten-Torfmoose wechseln sich ab. Torfarten: 1 *fuscum*, 2 *magellanicum*, 3 Schlenkentorf, 4 komplexer Torf, 5 *angustifolium* (Bültentorf), 6 *Eriophorum-Sphagnum*-Torf, 7 Cariceten-Niederungsmoortorf, 8 *Carex-Hypnum*-Niedermoortorf, 9 *Hypnum*-Niedermoortorf (aus Walter 1977).

nana) wachsen; die Moosschicht wird von *Sphagnum fuscum* gebildet, an trockenen Stellen wachsen *Cladonia alpestris* und *C. rangiferina.*

In kleinen Schlenken dazwischen findet man *Sphagnum duseni* oder auch *S. papillosum*, am Rande *Scheuchzeria palustris*, bzw. mosaikförmig *Rhynchospora alba* mit *Carex limosa*, auf 5 cm hohen Erhebungen *Drosera rotundifolia.* Sehr breite höhere Stränge werden von *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* und *Ledum palustre* sowie *Vaccinium uliginosum* bewachsen.

Bei zunehmender Vernässung entwickelt sich auf weiten Flächen der großen Moormassive im Torf viel Methan; beim Bohren bilden sich durch den Gasdruck Fontänen von flüssigem Torf. Auf solchen Flächen vereinigen sich die Schlenken und bilden mit schwarzem Moorwasser gefüllte Seen, deren steile Torfufer durch Wellenschlag erodiert werden, so daß die Wasserflächen an Größe zunehmen. Es entsteht die *sekundäre Strang – Moorseen-Landschaft.*

Im Einzugsgebiet des Konda-Nebenflusses findet eine tektonische Senkung statt und man kann die zunehmende Vernässung durch das Nebeneinander von Sukzessionsstadien beobachten: Absterbende *Pinus sylvestris*-Moorformen, dann kaum wachsende *Ledum*- und *Chamaedaphne*-Sträucher, weiter Auftreten von *Rubus chamaemorus* und *Eriophorum vaginatum* mit *Drosera rotundifolia,* wobei das Moos *Mylia anomala* das *Sphagnum fuscum* verdrängt, schließlich noch weiter nackte Torfflächen, auf denen zunächst Flechten Fuß fassen, aber bald durch Hypnaceen-Moose vorübergehend ersetzt werden, wobei kein Wachstum der Mooroberfläche erfolgt bis endlich die Torffläche überschwemmt wird und ein Moorsee entsteht, also der Konda-Fluß zu einem großen Moorsee wird.

Doch macht sich in anderen Gebieten ein umgekehrter Vorgang bemerkbar, nicht jedoch im Norden, wo die Regression ständig fortschreitet und die Moorseen sich vergrößern.

Gliederung in einzelne Biome

Insgesamt kann man folgende Biomtypen unterscheiden (s. Karte Abb. 8.9.21), wobei die Tundra, in der es zu keiner Torfbildung kommt, unberücksichtigt bleibt:

Biom I:

Verschiedene Typen von oligotrophen Mooren

1. nördliche mit sekundären Moorseen und Strangmooren
   a – Kondagebiet, dazu b – nördliches Ob-Gebiet
2. südlicher davon auch noch Strangmoore
   a – zentrales Ob-Gebiet; b – Vakh- und Ket-Gebiet
3. südlichste oligotrophe Hochmoore mit *Pinus*-Zwergstrauchbewuchs, z. T. schon mesotrophe und sogar eutrophe Moore
   a – Tavda-Gebiet, b – oberes Vasyugan-Gebiet und c – Ket-Chulim-Gebiet

Biom II:

Nur wenig gewölbte Moore, vorwiegend eutrophe – Hypnaceen Moore

a – Tura-Ishim-Gebiet, b – nördliche Barraba

Biom III:

Nur eutrophe und zum Teil brackige Niederungsmoore

1. *Phragmites* – Seggenmoore mit Ryam-Inseln
   a – Tobol-Ishim-Gebiet, b – südliche Barraba
2. *Phragmites*-Sümpfe und Salzmarschen des südlichsten Sibiriens, an Kazakhstan grenzend.

Biom I ist die Fortsetzung des Moorgebiets in der osteuropäischen Taiga-Zone, aber in Westsibirien entfallen auf die Moore über 40% der Gesamtfläche, sogar 50–80%.

Der Torf enthält 94–96% Wasser und nur 2–4% Aschenbestandteile. Die Mächtigkeit der Torflager nimmt von 6–8 (10) m im Süden auf 2–4 m im Norden infolge der Vegetationszeitverkürzung ab.

Im Norden herrschen die Moorseen vor und der Anteil der Moorfläche erhöht sich auf 85,4%. Die Seen sind nur noch durch schmale Stränge voneinander getrennt (Abb. 8.9.22). Das gilt insbesondere für das in Senkung befindliche Konda-Gebiet; dort sind alle Moore durch Waldvermoorung entstanden (Holzreste am Grunde der Profile).

Im südlichsten Teil von diesem Biom ist der Mooranteil unter 50%, Moorseen sind selten und es treten Waldhochmoore auf; die oligotrophe Phase der Moorentwicklung tritt später ein, weil der Untergrund nährstoffreicher ist.

Der größte Moorkomplex ist im Vasyugan-Einzugsgebiet (Mooranteil 70%), das schon an das Zono-Ökoton VIII/VII grenzt (Birkenhaine); es treten bereits eutrophe Moore auf.

Biom II erstreckt sich nach Norden nur bis zur Grenze der südlichen Taiga. Hier treten oligotrophe Moore als kleine Inseln auf, die «Ryam» genannt werden. Sie bilden sich innerhalb weiter Flächen von eutrophen Mooren auf ganz leichten Erhebungen mit *Sphagnum obtusum*-Be-

wuchs, auf dem sich *Menyanthes trifoliata* und vereinzelt *Andromeda* sowie *Oxycoccus* ansiedeln, worauf in der Moosschicht *S. magellanicum* und *S. angustifolium* allmählich die Oberhand gewinnen. Wenn die Erhebung 30 cm erreicht, wird das Moor ombrotroph, so daß *S. fuscum* die Hochmoorbildung fördern kann (*Andromeda, Chamaedaphne* und bis 60% *Oxycoccus*).

Es bilden sich 20–30 cm hohe Bülten, auf denen *Pinus sylvestris* f. *willkommii* 1–1,2 m hoch wird und die Zwergsträucher 80% decken – ein «Mikro-Ryam» entsteht. Dieser bildet mit der Zeit einen richtigen «Ryam» mit einer rundlichen Fläche von 20 × 20 m, auf dem bis zu 10 m hohe *Pinus sylvestris* oder *Betula alba* wachsen (Abb. 8.9.25). Ist der Ryam noch größer, so kann auch *Pinus sibirica* Fuß fassen; der Boden ist mit Nadelstreu bedeckt und die gut dränierte Torfschicht erreicht 4 m.

Die Vegetationsaufnahme von einem größeren Ryam ergab: Baumschicht (Deckung 50–60%): *Betula alba* 15 m hoch und niedrigere *Pinus sylvestris*.

Krautschicht (Deckung 70%): dominant *Calamagrostis neglecta* und *Dryopteris thelypteris*, dazu *Lysimachia vulgaris, Epilobium palustre, Peucedanum palustre, Menyanthes trifoliata, Caltha palustris, Polygonum* sp., *Rumex* sp., an trockeneren Stellen *Pyrola rotundifolia, Goodyera repens*.

Moosschicht: *Mnium affine, Pleurozium (Entodon) schreberi, Dicranum undulatum*.

Die Bildung dieser oligotrophen Torfe wird durch die noch relativ hohen Niederschläge ermöglicht. Die Ryame breiten sich seitlich aus.

Die meisten Moore sind jedoch eutrophe Hypnaceen-Moore mit kalkhaltigem Grundwasser, der Torf hat einen höheren Aschengehalt und ist stärker zersetzt. Erlenbrücher fehlen in diesem Biom.

Biom III liegt im Birken-Espen-Gebiet, das der Waldsteppe entspricht, und ist viel trockener. Bei hohem Grundwasserstand entwickeln sich Röhrichte mit *Phragmites*. Dort, wo salzhaltige tertiäre Sedimente anstehen, bilden sich brackige nasse Marschen mit salzresistenten *Carex*-Arten. Torfbildung findet kaum statt.

Die Fauna des Westsibirischen Moorgebiets

Sie ist nicht ganz so eingehend untersucht worden wie die Moorvegetation (vgl. den Beitrag von A. A. Nazarov in Neishtadt (Hg. 1977, S. 148–161).

Die Moorfauna ist relativ arm. Die Moorvegetation ist für die großen phytophagen Wirbeltiere fast unverdaulich. Ansonsten lassen sich folgende Gruppen unterscheiden:

1. Relativ wenige Vögel und Säugetiere sind richtige Moorarten, die sich im Moor ernähren und vermehren. Es sind in Westsibirien Schnepfen, Kraniche und Sumpfeulen.
2. Andere halten sich vor allem auf den gut dränierten Teilen des Moorgebiets auf, wie Rebhuhn und Regenpfeifer sowie Rentier, Hase und Ob-Lemming.
3. Arten, die sich auf den dränierten Flächen vermehren, aber längere Zeit hindurch sich auf den Moorflächen ernähren, wie der Auerhahn oder Birkhahn, dazu Elch.
4. Arten, die sich zwar sowohl auf der Moorfläche, aber auch auf benachbarten Flächen vermehren und ernähren, jedoch vorwiegend nicht auf den Mooren anzutreffen sind, wie insektenfressende Vögel (Flußenten und Möven) und andere Wirbeltiere, Nagetiere (Mäuse) sowie einige Amphibien oder Reptilien (in der Taigazone findet man diese nur auf Mooren). Oder andere, die sich auf den Mooren zwar nicht vermehren, sie aber als ihr Jagdgebiet benutzen, wie Räuber unter den Vögeln und Säugetieren.
5. Arten, die sich auf den Mooren nicht vermehren, aber die Moore vor allem im Herbst zur Nahrungsaufnahme aufsuchen, wie z. B. samen- und früchte-, aber auch insektenfressende Vögel oder Baumbewohner (Eichhörnchen).
6. Schließlich solche Arten, die nur auf ihren Wanderungen die Moore durchqueren, wie Raubtiere, Huftiere oder Zugvögel, die sich ausruhen.

Oft passen sich die Tiere an die besonderen Verhältnisse gut an. Die Mövenart *Larus argen-*

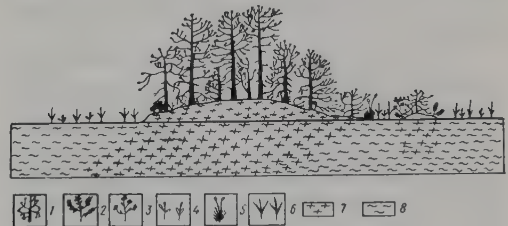


Abb. 8.9.25: Oligotrophe Moorinsel (Ryam) im südlichen Gebiet der eutrophen Niederungsmoore, die auf kleinen Erhebungen entsteht, auf denen ein ombrogenes oligotrophes Moor zur Ausbildung kommt, das sich emporwölbt und von Kiefern bewachsen wird (aus Walter 1977). 1 *Pinus sylvestris*, 2 *Ledum palustre*, 3 *Chamaedaphne calyculata*, 4 *Andromeda polifolia*, 5 *Eriophorum vaginatum*, 6 *Scheuchzeria palustris*, 7 *Sphagnum fuscum*-Torf, 8 Schlenkentorf.

tatus nistet am Hang von Torfhügeln, aber die Nahrung sucht sie auf produktiveren Biotopen (eutrophe Wasserbecken, in Flußtälern).

Der Graue Kranich nistet auf moosreichen Mooren, die Nahrung sucht er jedoch auf nassen Wiesen, in den Flußtälern oder an Seeufern. Die Sumpf-Eule jagt nicht nur auf Mooren, sondern auch auf dränierten Flächen und an Flüssen. Die Schnepfen kann man besonders häufig um Siedlungen, auf Waldwegen oder an Wasserlachen antreffen.

Die typischsten Vertreter auf den Westsibirischen Mooren sind der Regenpfeifer und die Kraniche; von den Schnepfen die Art *Gallinago gallinago* oder *G. stenura* und *Lymnocryptes minima,* die beide die nördlichsten Gebiete meiden.

Philomachus pugnax baut die Nester auf den Torfhügeln und seine Verbreitung hängt mit diesen zusammen. Die Grasmoore im nördlichen Teil besiedelt *Tringa glareola,* den Süden dagegen *T. ochropus,* die Waldtundra *T. erythropus,* die südliche Taiga-Zone *T. totanus* und die Waldsteppe sowie die Steppenzone *T. stagnalis* zusammen mit *Gallinago megala.* Auf den Moosmooren der südlichen Taiga findet man die Kronschnepfe *Numenius arguatus* und die sehr seltene *N. tenuirostris,* während *N. phaetorius* auf den Norden beschränkt ist.

Von den Kranichen kommt *Grus leucogeranus* nur im Norden vor, während *Grus grus* die Mittlere und Südliche Taiga bevorzugt. In der Südlichen Taiga und in der Waldsteppe bewohnen vorwiegend die Röhrichte um die Seen *Porzana porzana, P. parva, P. pusilla, Ardea cinerea, Botanurus stellaris, Ixobrychus minutus,* wie auch der Schwarzstorch *Ciconia nigra.* Auch über andere Vogelgruppen werden Angaben gemacht.

Der Elch *(Alces alces)* hat sich in letzter Zeit längs den Flußtälern bis in die Waldtundra ausgebreitet, aber sein eigentliches Wohngebiet ist die Mittlere und Südliche Taiga-Zone bis in die Waldsteppe. Im Winter sucht er dichte Waldbestände auf und nährt sich von Zweigen, im Sommer dagegen zieht er Fluß- und Seeufer vor mit Sumpf- und Grasvegetation. Man trifft ihn aber auch auf Moorflächen. Solche Wanderungen wurden auch im europäischen Norden beobachtet. Die Rentiere der Taiga überwintern in beerenreichen Kiefernwäldern, im Sommer halten sie sich auf Waldmooren auf, wo sie Flechten- und Grasnahrung finden. Der Wald-Lemming *(Myopus schisticolor)* besiedelt nur leicht vermoorte Wälder mit Zwergstrauch-Moos-Unterwuchs.

Das Schneehuhn *(Lagopus lagopus)* nistet vor allem in der Zwergstrauch-Tundra, wo man im Mittel 12–15 Nester pro km^2 findet, während es südlicher auf den Mooren nur ein Nest ist.

Der Auerhahn *(Tetrao urogallus)* und das Birkhuhn *(Lyrurus tetrix)* nisten vor allem im dichten Gesträuch um die Moore herum. Sie sind auf 80–100% der Fläche sehr verbreitet. Dort, wo das Gebüsch aus Fichten und Grauerlen besteht, nistet auch das Haselhuhn *(Tetrastes bonasia).* Das Birkhuhn braucht für seine Nahrung im Winter, wie der Name zeigt, vermoorte Birkenwälder, im Herbst ernährt es sich von den Beeren der *Vaccinium-* und *Oxycoccus*-Arten, bei denen die Beeren auf den Mooren früher reif werden als in den Wäldern. Sie fruchten auf den Mooren auch reicher und ziehen viele Vogelarten an.

Sehr zahlreich sind die vielen Nagetiere, die ihrerseits die kleineren und größeren Raubtiere anziehen bis zu Wölfen und selbst Bären, wobei letztere nicht auf die Moore hinausgehen.

Von den Niederen Wirbeltieren sind häufig die Eidechsen (*Lacerta vivipara* und *L. agilis*), die Frösche (*Rana terrestris* und *R. cruenta*), während die Kreuzotter *(Vipera berus)* und die Ringelnatter *(Natrix natrix)* die offenen Moore meiden.

Seen und Kolke, die dunkles Moorwasser mit Humussäuren enthalten, sind meist abflußlos. Der Sauerstoffgehalt des Wassers ist gering, so daß sie wenig Plankton enthalten, fast keinen Pflanzenwuchs und somit auch keine Fische, für die ein Sauerstoffgehalt von 5 $mg \cdot l^{-1}$ nicht ausreicht. Es kommt praktisch nur *Carassius carassius* – die Karausche – vor, die wenig Sauerstoff braucht.

Von den Wirbellosen sind für den Menschen besonders unangenehm die zahllosen blutsaugenden Insekten (*Aëdes, Culex, Anopheles* u. a.). Aber diese sind nicht nur für die Moore typisch, sondern für die ganze Taiga. In der Gebüsch-Zone der Südlichen Taiga sind die Zecken (Ixodidae) häufig und als Überträger der Encephalitis gefährlich. Viele Parasiten findet man auch in den Nestern der Vögel und in den Bauen der Säugetiere, die für den Menschen auch als Überträger von Krankheiten gefährlich werden können.

Die Blütenarmut der Moore hat zur Folge, daß die Blütenbestäuber unter den Insekten fast fehlen, die Vernässung der Böden ist für die

Verarmung der Bodenfauna verantwortlich. Nur die Larven der Dipteren und gewisse Oligochaeten sind häufig.

Viel reicher an Insekten sind die Waldstreifen zwischen den Mooren und die Flußufer mit den vielen Libellen (Odonata), entsprechend zahlreicher sind auch die Spinnen, wenn auch nicht artenreich.

Im allgemeinen nimmt die Artenzahl in den einzelnen Zonen des Moorgebiets von Süden nach Norden deutlich ab. Die Zahl der wilden Rentiere wird auf insgesamt 20 Tausend geschätzt; sie sind geschützt und dürfen nicht gejagt werden. Die Zahl der Elche ist 40–45 Tausend, von denen nicht über 1,5 Tausend jährlich abgeschossen werden dürfen. Die Jagderlaubnis wird vom Staat erteilt. Von den Wasservögeln werden jährlich etwa 650 Tausend Stück abgeschossen.

Auf die ausführlich besprochenen Pläne zur Nutzbarmachung dieses größten Moorgebietes der Erde und die Gewinnung, sowie Verwendung der riesigen Torfmassen können wir nicht eingehen. Für das gesamte Gebiet liegen sehr detaillierte farbige Vegetationskarten (1:2,5 Millionen) mit 144 Signaturen vor (Kartographische Abteilung der USSR, Moskva 1976).

Genauer untersuchte Teilgebiete

Im zentralen Teil der Niederung, die vom Ob und Irtysh durchflossen wird, das sich nach Norden von der Linie Omsk-Novosibirsk über 500 km erstreckt und von Tomsk nach Westen über 1200 km, sollten die für eine Besiedlung geeigneten Flächen ausgewählt werden. Dobrovolski et al. (1977) haben die Geologie, die Böden und die Vegetation eingehend untersucht und geobotanisch gegliedert sowie eine Karte der Moortypen entworfen, doch können wir im einzelnen nicht darauf eingehen und beschränken uns auf ein kleineres noch genauer untersuchtes Gebiet von 20 000 km^2 östlich von Tomsk (Khramov und Valuzki 1977). Es ist das Einzugsgebiet des Flusses Chai (sprich Tschai) und umfaßt den östlichen Teil der Vasyugan-Ebene. Es ist der höchste Teil der Westsibirischen Niederung, der im Pleistozän in langsamer tektonischer Hebung begriffen war. In diesem Gebiet befinden sich Eisenerzlager und Erdgas- sowie Erdöl-Vorkommen und es ist leichter zugänglich.

Das Klima entspricht dem der Sibirischen Südlichen Taiga: Jahrestemperatur −0,6 bis −1,6 °C, die des wärmsten Monats 17,5–18 °C und des kältesten −20 °C (absolutes Minimum −55 °C). Temperatursumme der Tage mit über 10 °C) = 1600–1700 °C. Jahresniederschlag 400–500, davon 200–230 im warmen Sommer (Juli-August).

Der hydrothermische Koeffizient Niederschlag/Verdunstung (Jahreswerte) ist 1,4 bis 1,2, somit das Klima humid.

Die frostfreie Periode beträgt 85–105 (von Ende Mai bis Ende August). Die Schneebedekkung beginnt Ende Oktober und dauert 175–180 Tage. Der Boden gefriert bis zu einer Tiefe von 145–180 cm. Die Böden tauen gleichzeitig mit dem Verschwinden der Schneedecke auf und erwärmen sich rasch, aber das Schmelzwasser fließt langsam ab, was die Vermoorung begünstigt. Auf gut dränierten Böden wachsen Wälder. Es handelt sich um ein für Sibirien relativ günstiges Klimagebiet, das wir eingehender behandeln wollen.

Flora

Diese besteht aus 571 Gefäßpflanzenarten (11 Baumarten, 38 Straucharten, 19 Zwergstraucharten und 503 Kräutern), 135 Moosarten (34 Sphagnaceen), 191 Flechtenarten (davon 143 Epiphyten, allein auf der Fichte 53 Arten, auf Birken nur 35).

Die Hutpilze sind durch 400 Arten vertreten.

Vegetation

Es herrschen die Moore vor, doch spielen auch die Wälder der «Dunklen Taiga» eine Rolle (III Bonität mit einem Holzvorrat von 300–400 $m^3 \cdot ha^{-1}$. Aber die meisten Wälder wurden durch Feuer, Raupen und durch Holznutzung vernichtet. Nur kleinere Bestände sind an unzugänglichen Stellen übrig geblieben.

Es handelt sich um 2 Typen der Dunklen Taiga:

1. *Pinus sibirica-Picea obovata-Abies sibirica*-Wälder mit einer Kraut-Hypnaceen-Moosdecke auf gut dränierten schwachpodsoligen Böden.

2. *Picea obovata-Pinus sibirica*-Wälder mit einer Cyperaceen-*Sphagnum*-Moosdecke auf nassen, torfig-vergleyten Böden.

Typus 1 (typische Dunkle Taiga Sibiriens)

Baumschicht: (Kronenschluß 0,7) mehrartig und verschiedenaltrig. Keine der 3 Hauptarten herrscht vor, Mengenverhältnis wechselt. Beigemischt sind: *Pinus sylvestris, Larix sibirica, Betula* und *Populus tremula.*

Strauchschicht schwach ausgebildet: *Sorbus sibirica, Padus racemosa, Caragana arborescens, Lonicera*

xylosteum, L. pallasii, Ribes nigrum, R. hispidum, Rosa cinnamomea, R. acicularis, Rubus idaeus.

Krautschicht: *Oxalis acetosella, Dryopteris lineana, Stellaria bungeana, Circaea alpina, Linnaea borealis* u. a.

Einzelne Hochstauden: *Aconitum excelsum, Delphinium elatum, Aegopodium podagraria, Athyrium* spp., *Equisetum sylvaticum, E. pratense, E. scirpoides* (bei schwacher Moosschicht *Carex macroura, Calamagrostis obtusata*).

Moosschicht: Vorherrschend *Hypnum splendens,* dazu *Pleurozium schreberi, Climacium dendroides, Rhytidiadelphus triquetrus, Dicranum polysetum.*

Typus 2 wächst auf niedrigen, schlecht dränierten Wasserscheiden.

Baumschicht: *Pinus sibirica* herrscht vor, *Abies sibirica* fehlt oft ganz (Bonität IV).

Strauchschicht sehr schwach entwickelt: *Ribes nigrum, Juniperus communis, Rosa cinnamomea.*

Krautschicht: Mosaikförmige Verteilung, vorherrschend oft *Carex caespitosa; C. globularis, C. canescens, Equisetum hiemale, E. pratense* oder *Vaccinium myrtillus,* bzw. *Calamagrostis langsdorfii.*

Moosschicht deckt 30–40% bis 80–90%; zu den üblichen Waldmoosen kommen *Sphagnum*-Arten *(centrale, squarrosum, warnstorfii).*

Sehr verbreitet sind sekundäre *Betula alba*-Wälder mit Cariceten oder *Calamagrostis*-Krautschicht auf tief-humosen oder vergleyten Böden. Die Baumschicht ist ziemlich gleichaltrig (Bonität I–III). Der Unterwuchs aus verschiedenaltrigen Nadelhölzern beweist die Regeneration zur Dunklen Taiga. Krautschicht aus *Carex macroura* oder *Calamagrostis obtusata.* Dazu sehr wechselnd *Aegopodium, Aconitum,* Farne, *Equisetum,* aber auch *Paris quadrifolia, Rubus saxatilis, Crepis sibirica, Vicia sepium.*

Moosschicht fehlt.

Außerdem kommen Moorwälder vor, die zu echten Mooren überleiten. In letzteren sind noch einzelne Bäume vertreten (200jährige *Pinus sibirica* bis 25 m hoch mit *Betula,* oder *Picea obovata* bzw. *Pinus sylvestris* mit *Betula*). In der Moosschicht nehmen mit zunehmender Vermoorung *Sphagnum*-Arten immer mehr zu.

Die oligotrophen Moore wurden bereits besprochen. Mesotrophe haben z. B. folgende Zusammensetzung:

Baumschicht: *Pinus sylvestris* mit *Betula alba*

Strauchschicht: *Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata, Vaccinium myrtillus.*

Krautschicht: *Carex globularis.*

Moosschicht: *Sphagnum magellanicum, S. angustifolium.*

Wenn die Zwergstrauchschicht fehlt, ist die Krautschicht stärker entwickelt (*Carex lasiocarpa* mit *C. inflata.*

Die mesomorphen Moore bilden den Übergang zu den eutrophen Mooren, die vor allem in den Flußtälern verbreitet sind. Sie bestehen nur aus einer Krautschicht (*Carex lasiocarpa* mit *C. diandra* oder *Carex limosa* mit *Carex chordoides.*

In der Moosschicht herrscht oft *Drepanocladus vernicosus* vor mit *Tomenthypnum nitens, Calliergon* spp., *Meesia triferia* u. a. Vereinzelt kann *Betula alba* und *B. humilis* auftreten.

Im allgemeinen unterscheiden sich die westsibirischen Moore kaum von den osteuropäischen.

Auf die Beifügung der für das Untersuchungsgebiet ausgearbeiteten Vegetationskarte, die sehr deutlich die Mosaikstruktur der Vegetation zeigt, müssen wir verzichten, ebenso auch auf die genauen forstlichen Waldvermessungen und Mooruntersuchungen. Die quantitativen Bestimmungen ergaben für die Wälder eine oberirdische Phytomasse von 120–170 t · ha^{-1} (vor allem als Holz) und für die Moore 4–58 t · ha^{-1}, wobei die höheren Werte für die Moore mit Baumbestand gelten.

Die Wälder gehören zu den hochproduzierenden Phytozönosen, die Moore zu den wenig produzierenden.

Ein typisches Vegetationsprofil zeigt Abb. 8.9.26.

8.9.5 Amphibiome – boreale Auenwälder

Die kürzere Vegetationszeit im Bereich des Zonobioms VIII wirkt sich auch auf die Zusammensetzung der Auenwälder aus. Auf den höheren Terrassen findet man deshalb an Stelle eines Eichenauenwaldes, der für das Zonobiom VI bezeichnend ist, im europäischen Teil des Zono-

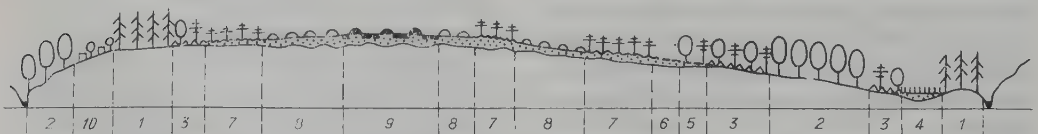


Abb. 8.9.26: Vegetationsprofil zwischen den Flußtälern Bakchar (links) und Iksa (rechts): 1 Dunkle Taiga, 2 Birkenwald, 3 Moorwald, 4 Niederungsmoor, 5 Übergangsmoor (bewaldet), 6 dasselbe baumlos, 7 Ryam, 8 Strangmoor, 9 dasselbe mit Moorseen (nach KHRAMOV et al. 1977).

bioms VIII Fichtenwälder, auf den tieferen Teilen der Aue neben den üblichen Weidenarten (vor allem *Salix viminalis*), Birken, Grauerlen *(Alnus incana)* und zuweilen auch Fichten. Auf sandigen alluvialen Böden wachsen *Salix phylicifolia* mit *S. cinerea, S. glauca.* Auf lichten Stellen entwickeln sich Bestände der Grasarten *Calamagrostis langsdorfii* und *Bromus inermis.* Um Seen herum findet man *Salix phylicifolia, S. myrsinifolia, S. triandra, S. pentandra* mit *Carex aquatilis, C. caespitosa,* dazu *Poa palustris, Filipendula ulmaria* und *Veronica longifolia.*

Aber das lokale Kleinklima hat doch eine gewisse Milderung zur Folge. Es ist deshalb auffallend, daß im Bereich des Subzonobioms der Südlichen Taiga in den Auenwäldern im westlichen Teil noch *Quercus robur, Ulmus laevis* und *Tilia cordata* dominieren. In diesem Bereich ist auch noch *Alnus glutinosa* vertreten (vgl. Abb. 1.9.1). Im östlichen Teil an der Kama und Vyatka wird die Eiche, wie auch in der Laubwaldzone immer mehr durch Linde ersetzt.

Noch mehr macht sich die ausgleichende Wirkung bei Hydro- und Helobiomen um die Wasserbecken bemerkbar. Die floristische Zusammensetzung der Vegetation am Rande der Seen und in Sümpfen unterscheidet sich nur wenig von der im Bereich des Zonobioms VI. Die Psammobiome sind durch Kiefernwälder gekennzeichnet, Dünen entstehen nur nach Entwaldung. Lithobiome fehlen in diesen weiten Ebenen fast ganz.

8.10 Zono-Ökoton VIII/IX der Waldtundra

Zu diesem Zono-Ökoton gehört die ganze Fläche nördlich von den borealen Wäldern bis zu der polaren Baumgrenze (Abb. 8.0.2). Daß diese von verschiedenen Baumarten gebildet wird, hatten wir bereits erwähnt. Im Bereich Euro-Nordasiens wird sie im ozeanischen Klimagebiet Fennoskandiens von *Betula tortuosa* gebildet, im Norden Osteuropas von *Picea obovata,* in Westsibirien vorwiegend von *Larix sibirica,* in Zentral- und Ostsibirien von *Larix dahurica* und im pazifischen ozeanischen Klimagebiet wieder von einer Birkenart, der *Betula ermani.*

Im Bereich des Zono-Ökotons VIII/IX vollzieht sich der Übergang vom Wald zur baumlosen arktischen Tundra. Wir bezeichnen dieses Gebiet als *Waldtundra* analog zum Zono-Ökoton VI/VII der Waldsteppe. In beiden Fällen handelt es sich um ein Vegetationsmosaik, aber in der Waldsteppe bevorzugt der Wald die kühleren und feuchteren Ökotope, während er in der Waldtundra auf den warmen und weniger nassen gefunden wird.

Dazu kommt, daß in der Waldtundra die Dauer der Schneebedeckung, also die Aperzeit eine Rolle spielt – ein Faktor, den wir bei der Besprechung des Orobioms VI kennenlernten (p. 113). Fehlende Schneebedeckung im Winter ist für den Baumjungwuchs und die letzten Baumkrüppel ungünstig, weil sie im Winter nicht vor der Frosttrocknis geschützt werden. Zwar spielt die Bestrahlung im Winter im subarktischen Gebiet während der Polarnacht als Ursache für Frosttrocknisschäden keine Rolle, dafür üben jedoch die starken Winterstürme eine um so stärkere Wirkung aus, wobei auch mechanische Schäden durch Schneegebläse eine Rolle spielen. In den Flußtälern stößt der Wald sehr viel weiter nach Norden vor. Die Ursache dafür ist einerseits der bessere Schneeschutz in den Tälern, aber auch die günstigeren Temperaturverhältnisse, weil die von Süden nach Norden fließenden Flüsse relativ warmes Wasser führen. Außerdem genießen die höheren Bäume in den Tälern einen gewissen Windschutz und die Böden an den Talhängen sowie die Sandböden der Flußterrassen sind besser dräniert. Denn nasse Böden sind kalte Böden, d. h. sie erwärmen sich im Sommer sehr langsam und sind deshalb in der Waldtundra für den Baumwuchs ungünstig. Die Schneedecke ist im arktischen Gebiet mit Ausnahme der Bereiche mit einem ozeanischen Klima nicht sehr mächtig, aber die Schneeablagerung erfolgt ungleichmäßig. Dort wo größere Schneemassen zusammengeweht werden, dauert es lange bis im Sommer der Boden schneefrei wird und auftaut, d. h. die Aperzeit ist sehr kurz, was sich ebenfalls für den Baumwuchs negativ auswirkt, wie der Wind, wenn er den Boden schneefrei weht, wodurch der Frost in diesen tiefer eindringt. Die Waldtundra beginnt dort, wo auf den leichten Erhebungen, die im Winter vom Winde schneefrei gefegt werden, die ersten baumfreien Tundra-Inseln auftreten, sie werden nach Norden hin immer größer, der Wald wird mehr und mehr verdrängt bis schließlich die letzten Waldinseln verschwinden und die baumlose Tundra beginnt (Abb. 8.10.1).

Neben der Schneebedeckung spielt der Temperaturfaktor eine bedeutsame Rolle. An stärker bestrahlten Südhängen dringt der Wald weiter nach Norden vor, an Nordhängen dagegen



Abb. 8.10.1: Baumgrenze *(Picea obovata)* in der Großen Samoyedentundra (westl. des Subpolaren Uralgebirges). Im Vordergrunde auf windgeschütztem, gut dräniertem Hang hohes Weidengebüsch von *Salix phylicifolia, S. lanata* und *S. glauca* (Foto R. Pohle).

stellt sich die Tundra ein. Es ist deshalb verständlich, daß im kontinentalen Klimagebiet mit den sonnenreichen, wärmeren Sommern der Wald am weitesten nach Norden vorstößt. Die nördlichste Waldinsel Ary-Mas (jakutisch: Ary = Insel, Mas = Wald) bildet *Larix dahurica* am Nebenfluß Nowaya der Katanga auf 72° 40′ N, eine weitere auf 72° N auf einer Insel 60 km oberhalb der Lena-Mündung (vgl. Walter 1974, S. 40).

Die polare Waldgrenze verläuft wellenförmig: Auf den Wasserscheiden weicht sie nach Süden zurück, in den Flußtälern stößt sie weiter nach Norden vor.

Der Fichtenwald ist an der natürlichen polaren Waldgrenze nicht so geschlossen wie an der alpinen Grenze in den Nordalpen, sondern der Wald wird allmählich immer lichter. Der Grund dafür ist der Permafrostboden, der in den Alpen fehlt. Dort fällt der Schnee auf den nicht gefrorenen Boden und unter der Schneedecke ist den ganzen Winter hindurch die Temperatur an der Bodenoberfläche um etwa 0°C, d. h. die Wurzeln der Bäume können im Sommer ungehindert in die Tiefe wachsen.

Der *Permafrostboden*, dessen Verbreitung die Abb. 8.1.13 zeigt, taut im Sommer an der polaren Waldgrenze desto weniger tief auf, je weiter man nach Norden kommt. Infolgedessen sind die Wurzeln gezwungen sich in nur geringer Tiefe möglichst weit horizontal auszubreiten, oft 5 m oder mehr. Die Wurzelkonkurrenz führt deshalb dazu, daß die einzelnen Bäume sehr weit auseinander stehen. Es bildet sich eine offene Baumflur (russ.: Redkolesje). Auf dem Hektar stehen nur noch etwa 100 bis 150 Bäume, oft sogar weniger. Ihre Höhe ist 3–8 m, der nicht beschattete Boden taut leichter auf. In dichten Baumbeständen bleibt er kalt und kann im Sommer überhaupt nicht mehr auftauen.

Für die polare Baumgrenze spielen dieselben Faktoren eine besondere Rolle, wie für die alpine:

1) die ungenügende Ausreifung der äußeren Schutzgewebe (Nadelepidermis, Korkschichten) während des zu kurzen Sommers,

2) die dadurch bedingte Zunahme der Wasserverluste infolge von Frosttrocknis im Winter während der langen Polarnacht mit den starken Stürmen, die austrocknend wirken. Windgeschützte Standorte sind deshalb für das Überleben am günstigsten.

Der Unterwuchs der Waldinseln in der Waldtundra besteht meist aus Zwergsträuchern (*Vaccinium* spp., *Phyllodoce, Arctuos alpina, Betula nana, Dryas* u. a.) oder aus Moosen und Flechten.

Innerhalb der Waldtundra sind die *Palsen*

oder Torfhügel besonders verbreitet (p. 465). Auf der Halbinsel Kanin sind sie 3–4 m hoch und haben einen Durchmesser von 10–15 m oder sie bilden längliche 1–1,5 m hohe, 1–3 m breite und 3–10 m lange Wälle (Abb. 8.10.2). Die Torfhügel wechseln mit Sumpfflächen ab, in denen auf breiigem Torf *Carex-* und *Eriophorum-*Arten wachsen; am Fuße der Hügel findet man meist einen dichten Streifen von *Betula nana,* auf dem Torf *Rubus chamaemorus* mit Moosen *(Dicranum)* und Flechten (Krustenflechten wie *Ochrolechia* und *Pertusaria* spp. oder die Strauchflechten *Cetraria-* sowie *Cladonia-*Arten. Der im Winter nicht vom Schnee bedeckte Gipfel des Hügels trocknet aus, erhält Risse und wird vom Wind abgetragen. Es bildet sich schließlich eine Vertiefung, wobei sich auf den Torfresten *Calamagrostis* spp. ansiedeln, im Wasser aber *Carex aquatilis, Comarum* und *Menyanthes.* Da heute in der Waldtrundra keine nennenswerte Torfbildung erfolgt, nimmt man an, daß sich die Torfhügel in der postglazialen Wärmezeit gebildet hatten und heute, nachdem die Waldgrenze weiter südlich verläuft, keine Neubildung erfolgt, sondern nur eine langsame Abtragung.

Neben den klimatischen Verhältnissen sind für den Verlauf der Baumgrenze auch die spezifischen Eigenschaften der betreffenden Baumarten von Bedeutung z. B. die zur Verjüngung notwendige Samenproduktion. Auf der Yamal-Halbinsel (Ob-Tas-Mündungsgebiet) erzeugt die Lärche mehr Samen als die Fichte und dringt deshalb weiter nach Norden vor (Norin 1958). Im allgemeinen jedoch nimmt bei allen Baumarten die Samenproduktion nach Norden hin ab.

Die wenigen keimfähigen Samen werden von Tieren gefressen oder sie werden bei Sturm auf der Schneeoberfläche gleitend nach Norden verfrachtet, wo Baumwuchs nicht mehr möglich ist (Tikhomirov, 1962). Außerdem sind Flechten- und Moosdecken kein geeignetes Keimbett für Baumsamen. Baumsämlinge findet man hauptsächlich auf nacktem, mineralischem Boden oder an erodierten Hängen, wo sie vor der Konkurrenz anderer Pflanzen geschützt sind. Auch um Baumbestände herum sind die Keimungsverhältnisse günstiger (Schnee- und Windschutz, tieferes Auftauen des Bodens). Ein gewisser Samennachschub von südlicher wachsenden, fruchtenden Bäumen durch Windtransport nach Norden ist meist notwendig.

Die Waldgrenze ist keine konstante Grenze, denn in wärmeren Klimaperioden rückt sie nach Norden vor, in kälteren zieht sie sich zurück.



Abb. 8.10.2: Torfhügel (Palsen)-Tundra: Im Winter apere Gipfel mit Trockenrissen (Zerfallbeginn), links dichtes *Betula nana-*Gebüsch (im Winter unter Schnee), am Wasser *Carex* spp., *Eriophorum vaginatum, Menyanthes, Comarum* u. a. (Foto R. Pohle).

Das erfolgt an den verschiedenen Stellen in Nordamerika und Eurasien nicht synchron.

Eine im Vorrücken begriffene Waldgrenze wird durch Jungwuchs an der äußersten Front gekennzeichnet, eine sich zurückziehende durch Baumleichen, die das verlorene Gelände markieren (Abb. 8.10.1) Ein einheitlicher Trend an der gesamten polaren Waldgrenze ist heute nicht nachweisbar: In Osteuropa dringt der Wald im allgemeinen vor, aber verschieden rasch von 100–150 m pro Jahr bis zu einem Kilometer in 60–65 Jahren; in Nordamerika wurde stellenweise ein Rückzug beobachtet.

Das Vorrücken der Birkenwaldgrenze in dem Skandinavischen Gebirge in unserem Jahrhundert hat Kullman (1979) eingehend untersucht. Sie liegt bei etwa 800 m NN. In 75% der Fälle war die Baumgrenze in den 30er Jahren vorgerückt, aber seit 1950 nicht mehr. In 25% der Fälle und zwar an trockenen Standorten war das nicht der Fall. Voraussetzung für das Vorrücken ist, daß die Keimlinge die ersten Jahre überleben. Das war in den 30er Jahren durch die ungewöhnlich warmen Sommer, die ein rasches Abtauen der Schneedecke bedingten, möglich. Sind die Sämlinge herangewachsen, so können sie auch in ungünstigeren Jahren weiterwachsen, was seit 1950 der Fall war; doch sind auch für sie warme Sommer günstiger.

Fest steht, daß während der postglazialen Wärmezeit die Waldgrenze bedeutend nördlicher lag. Das gilt auch für die nördlichen Arealgrenzen vieler Arten, z. B. auch der Haselnuß *(Corylus avellana),* was subfossile Funde der Haselnüsse in Schweden und Finnland beweisen (Abb. 8.10.3). Vergleicht man die Monatsmittel der Temperatur an der früheren und an der heutigen nördlichen Arealgrenze, so kommt

man zu dem Schluß, daß die Sommer während der postglazialen Wärmezeit im Mittel um etwa 2,4 °C wärmer waren.

Damals kam sogar die Wilde Weinrebe *(Vitis sylvestris)* in Schweden vor und in Finnland die Wassernuß *(Trapa natans)*, eine einjährige Art, die nur in warmen Sommern fruchtet. Heute

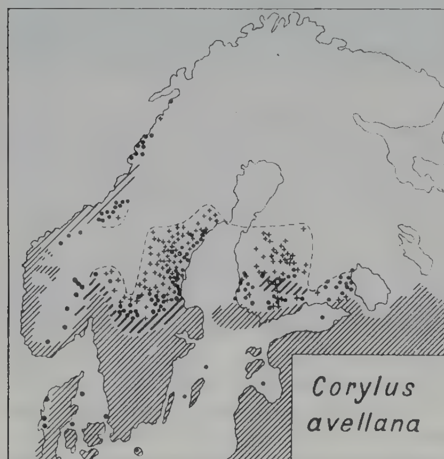


Abb. 8.10.3: Heutige Verbreitung der Hasel (*Corylus avellana* in Fennoskandien ⅢI●, subfossile Funde aus dem Postglazial + (aus WALTER-STRAKA 1970).

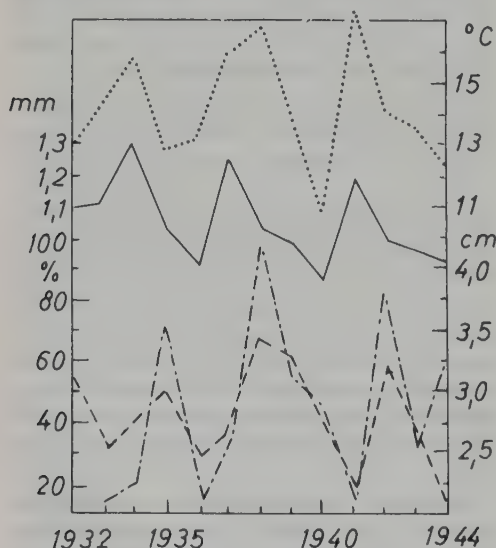


Abb. 8.10.4: Oben: Dickenwachstum der Kiefer (in mm) in Abhängigkeit von der Julitemperatur (punktiert) bei Inari (68° 57′ N). Unten: Länge ihrer Jahrestriebe in cm (----) und ihre Blühintensität (-·-·-·) in % (1938 = 100%), die um ein Jahr gegenüber der Julitemperatur nachhinken (nach HUSTISCH, aus WALTER 1968).

reicht deren Areal nur bis zur westlichen Dwina, die in den Rigaer Meerbusen mündet. Auch die wärmeliebenden Sumpfpflanzen, wie *Cladium mariscus, Carex pseudocyperus* oder *Lycopus europaeus* kamen damals in Finnland vor.

Das frühere Vorkommen der Wälder in den heute baumlosen Tundren wird durch Baumstümpfe bewiesen, die in den nassen Böden an verschiedenen Stellen der südlichen Tundra erhalten geblieben sind. Man findet sie bis zu 200 km nördlich der heutigen Waldgrenze (Abb. 9.2.1).

Nach NORIN (1974) war die Taimyr-Halbinsel während der Wärmezeit bewaldet. Die Datierung der subfossilen Holzreste ergab ein Alter von 5180 ± 150 Jahren.

Für das Dicken- und Höhenwachstum der Bäume im subarktischen Gebiet sind wie Abb. 8.10.4 zeigt, die Sommertemperaturen ausschlaggebend, denn die Kurven der Jahresringbreiten bei der Kiefer, ebenso wie die der Länge des Jahrestriebes am Gipfelsproß, aber auch der Blühintensität verlaufen in Nordfinnland parallel zur Kurve der Julitemperaturen, bei den beiden letzteren Parametern um 1 Jahr nachhinkend, weil die Knospen im Jahre vorher gebildet werden.

Mit den kurzen und langjährigen Zyklen des Dickenwachstums der *Larix dahurica* an dem absolut nördlichsten Baumwuchsort Ary-Mas (Taimyr-Halbinsel) hat sich sehr eingehend LOVELIUS (1979) beschäftigt. Er findet bei den Jahresringkurven, die z. T. 300–500 Jahre zurückreichen, kürzere Zyklen von 12 und 24 Jahren, wobei letztere deutlicher ausgeprägt sind. Längere Zyklen sind solche von etwa 60 und von 120–130 Jahren. Als Hauptursache werden Schwankungen der Sonnenaktivität angenommen, die das Wärmeklima beeinflussen.

Auch die Katastrophe am 30. Juni 1908 an der Tunguska (Nebenfluß des Yenisey) auf 60°54′58″ N und 101°56′59″ E wurde untersucht. An diesem Tage war um 7h Ortszeit über dieser Stelle die Explosion eines Meteors erfolgt, die im Umkreis von 20–25 km im Walde alle Bäume umwarf. Sie wurde noch in einer Entfernung von 1200 km gehört und die Luftwelle umkreiste zweimal die Erde und konnte von allen meteorologischen Stationen registriert werden. Die Jahresringe, der nach dem Brand überlebenden Bäume zeigten, daß das Spätholz im Jahre 1908 nicht ausgebildet wurde und auch der Jahresring 1909 war so unvollständig, daß auf Stammscheiben die älteren Holzteile herausfielen. Dann jedoch setzte ein intensives Wachstum ein, sowohl bei *Pinus sylvestris* als auch bei *Picea obovata* und *Larix gmelini* (aff. L. *sibirica*). Das Maximum wurde um 1936 erreicht. Die Analyse der Kurven ergab, daß die Katastrophe mit einem

Minimum des Zyklus zusammenfiel, so daß der darauffolgende Wachstums-Anstieg im Einklang mit den normalen Zyklen im 18. und 19. Jahrhundert entsprach, also keine Stimulation durch die Katastrophe war. Nur bei *Pinus* war das entsprechende Maximum mehr als doppelt so hoch. Die Erklärung, die LOVELIUS dafür gibt, ist folgende: Die Kiefern wachsen an trockeneren Standorten, die besonders durch den Brand nach der Katastrophe betroffen wurden, während Fichte und Lärche moorige Standorte bevorzugen, die nicht ausbrannten. Die überlebenden Kiefern wurden durch die Ausschaltung der durch den Brand getöteten Mitbewerber begünstigt und erzeugten infolgedessen in den folgenden Jahren übernormale Jahresringe.

Eine Eigentümlichkeit an der Waldgrenze im ozeanischen Gebiet Lapplands ist, daß in den Birkenbeständen *(Betula tortuosa)* nur wenige über diese herausragende Kiefern *(Pinus sylvestris)* vorkommen, während man sonst nur junge Kiefern beobachtet, die ihre Nadeln zum größten Teil verloren haben und absterben, obgleich sie unter Schnee überwintern. Die Ursache dafür ist der Schneepilz *(Lophodermium pinastri)*, der in den milden und schneereichen Wintern die Nadeln im Schnee befällt und die Triebe zum Absterben bringt. Nur wenn mehrere schneearme Winter aufeinanderfolgen, gelingt es dem Kiefernjungwuchs so hoch herauszuwachsen, daß der Endtrieb über den Schnee herausragt, nicht vom Pilz befallen wird, und die Kiefer das Höhenwachstum ungestört fortsetzen kann (Abb. 8.10.6). Für die Birken ist der Schneeschutz günstig. Diese zeigen oft die «Tischform» mit einzelnen Trieben. Die Tischfläche entspricht der Schneeoberfläche im Winter, über die hinauszuwachsen nur einzelnen Trieben gelingt, wobei in der Schneegebläsezone (nahe der Schneeoberfläche) die Seitenzweige beschädigt werden, während sie in der Zone darüber sich normal entwickeln können (Abb. 8.10.5).

Das Ausschlagen der Birken schwankt in Schwedisch-Lappland sehr stark zwischen dem 31. Mai und dem 5. Juli.

Im Bereich der Waldtundra machen sich bereits kryo-edaphische Erosionserscheinungen bemerkbar, d. h. Bewegungen der oberen Bodenschichten durch Frosteinwirkung.

Im ozeanischen Gebiet auf Island, das früher mit einem lichten Birkenwald bedeckt war (GUNNLAUGS DOTTIR 1985), ist es die *Rasenabschälung* (turf exfoliation) (TROLL 1973), bei der geschlossene Rasendecken durch Deflation abgetragen werden. Dabei ist der Wind nur ein sekundärer Faktor. Die primäre Ursache ist die

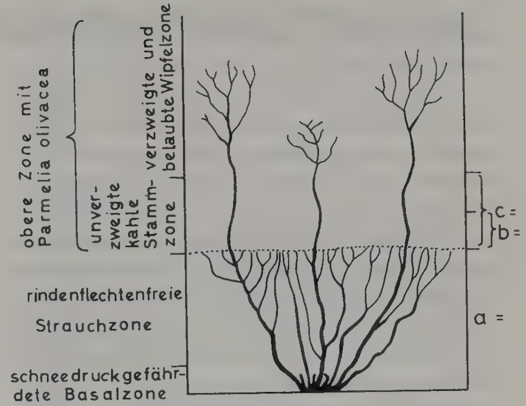


Abb. 8.10.5: Wipfeltischbirke in Abhängigkeit von der Höhe der Schneedecke: a = Schneehöhe im Winter, b = thermische Extremzone bei Einstrahlung, c = Schneegebläsezone (nach BLÜTHGEN 1960).



Abb. 8.10.6: Einzelne Kiefern *(Pinus sylvestris)* im *Betula tortuosa*-Wald Lapplands. Am Boden dichter Flechtenteppich *(Stereocaulon paschale)* sowie *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* und *Empetrum hermaphroditum* (Foto E. WALTER).

Kammeisbildung über feinkörnigen wasserhaltigen Böden, wenn plötzlich Frost auftritt. Es bilden sich dann über dem Boden senkrecht stehende Eiskristalle – das Kammeis – die den Rasen vom Boden abheben. Der Rasen wird dadurch von den Wurzeln abgerissen und vertrocknet leicht (dieselbe Ursache wie beim Auswintern des Getreides). Starker Wind reißt dann den Rasen auf und trägt ihn ab, so daß nackter Boden verbleibt. Durch eine Trockenperiode begünstigt, machte sich diese Erscheinung 1969 bei Kulturwiesenflächen auf Island besonders stark bemerkbar (Ellenberg 1971). Viel häufiger beginnt das Gefrieren des Bodens nicht gleichmäßig auf größeren Flächen, sondern mehr punktförmig zerstreut. Zu dem gefrierenden Bodenkern diffundiert das Wasser aus dem noch nicht gefrorenen benachbarten Boden, weil es eine höhere Dampfspannung besitzt. Durch das Gefrieren und das hinzudiffundierende Wasser tritt eine Volumvergrößerung der gefrorenen Bodenteile ein; sie üben einen Druck auf die benachbarten noch nicht gefrorenen Bodenteile aus und pressen sie heraus, wodurch das Bodenprofil gestört erscheint – man spricht von einer *Kryoturbation*. Oft werden aber die oberen Humusschichten über die Bodenoberfläche gehoben, so daß bei häufigem Wiederholen dieses Vorganges Buckel entstehen. Solche, meist etwas moorige *Frostbuckelböden* sind für die subarktische Zone ebenso wie für die subalpine besonders bezeichnend. Auf die in Moorgebieten der Waldtundra typischen Torfhügel von einigen Metern Höhe, die *Palsen* (russisch Burgry) hatten wir bereits hingewiesen (p. 465, 487).

In allen besiedelten Gebieten sind in der Waldtundra die Eingriffe des Menschen durch Holzentnahme erkennbar. Denn der Holzzuwachs ist im Grenzgebiet des Baumwuchses so gering, daß jede Holznutzung zu einem merklichen Verlust der stehenden Holzmasse führen muß. Darauf hatte bereits 1867 Middendorf in seinen Aufzeichnungen über seine Reise in Nordsibirien aufmerksam gemacht.

Island war vor der Besiedlung durch den Menschen mit Birken bewaldet, wie pollenanalytische Untersuchungen von Schwaar noch für das Jahr 500 n. Chr. beweisen. Die Insel wurde erst nach der Landnahme 860–930 n. Chr. völlig entwaldet.

1942 wurde festgestellt, daß bei dem erwähnten nördlichsten Lärchenbestand in Sibirien alle 300–400 Jahre alten Bäume abgeholzt waren, aber es ist zu hoffen, daß der Jungwuchs im Laufe der nächsten Jahrhunderte wieder heranwächst.

Auch die großen Rentierherden schädigen den Baumwuchs und zertrampeln den Jungwuchs. Es ist deshalb zu befürchten, daß mit zunehmender Nutzung des Waldtundra-Gebietes die Entwaldung rasch zunehmend wird.

Teil 9: Zonobiom IX der arktischen Tundra Eurasiens

9.1 Das Klima

Ebenso wie das Zonobiom VIII erstreckt sich das Zonobiom IX auf der Nordhemisphäre zirkumpolar um die Erde herum, wobei der eurasiatische Teil von Norwegen bis zur Beringstraße, von 10° E zur Datumsgrenze bei 170° W, etwa den halben Erdumfang umfaßt (Abb. 9.1.1). Im Pleistozän waren die nördlichen Sibirischen Inseln, als der Meeresspiegel tiefer lag, mit dem Festland verbunden. Sie wurden im Gegensatz zu dem westlichen Teil des Zonobioms vom Kontinentaleis nicht bedeckt.

Das arktische Klima ist vor allem durch die

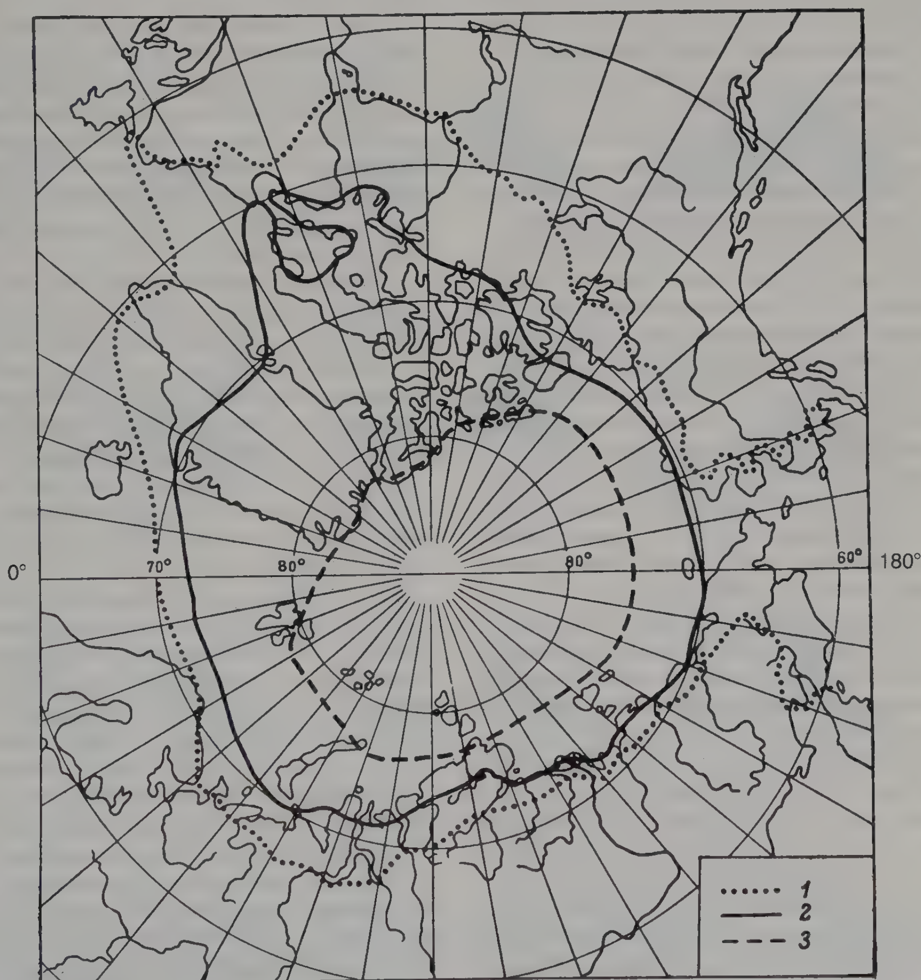


Abb. 9.1.1: Gliederung der Arktis (nach Aleksandrova 1977). 1 Südliche Grenze des Zonobioms IX der Tundrazone und zugleich des Subzonobioms der Südlichen Tundra, 2 Südliche Grenze des Subzonobioms der Nördlichen Tundra, 3 Südliche Grenze des Subzonobioms der Arktischen Wüste und zugleich nördliche Grenze der Nördlichen Tundra.

nach Norden zunehmende Länge der Polarnacht im Winter bei sehr tiefen Temperaturen sowie gleichzeitig abnehmende Dauer des Sommers und damit auch der Vegetationszeit mit den hellen Nächten gekennzeichnet. Doch besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen den ozeanischen Gebieten der Arktis an den Küsten der Ozeane und den kontinentalen Gebieten. Bei den ersteren sind die Sommer kühler und die Winter milder und die Niederschläge höher, bei letzteren dagegen die Winter sehr kalt, die Sommer jedoch sonnig und wärmer und die Niederschläge gering.

Klimatisch lassen sich von Süden nach Norden mehrere Subzonobiome unterscheiden:

Die nördliche Grenze des Baumwuchses und damit die südliche Grenze der baumlosen *Tundra* (Bezeichnung der Lappen) fällt ungefähr mit der Juli-Isotherme von 10 °C zusammen (im ozeanischen Gebiet verläuft sie etwas südlicher, im kontinentalen nördlicher). Die *Südliche Tundra* mit Zwergstrauch-Vegetation ist ganz baumfrei. Dieses Gebiet war, wie bereits erwähnt, während der Wärmezeit im Postglazial noch bewaldet. Die Grenze zum Subzonobiom der *Nördlichen Tundra* entspricht etwa der Juli-Isotherme von 6 °C. In diesem Subzonobiom ist die Vegetation oberirdisch nicht mehr geschlossen, aber die Wurzelsysteme der Pflanzen bilden unterirdisch noch eine geschlossene Schicht, so daß ein Wettbewerb zwischen den Pflanzen der verschiedenen Gemeinschaften besteht.

Das ist nicht mehr der Fall im Subzonobiom der *Arktischen Wüste,* deren Südgrenze etwa mit der Juli-Isotherme von 2° C zusammenfällt (ALEKSANDROVA 1977). Diese Subzonobiome sind auf Abb. 9.1.1 dargestellt.

Die klimatischen Verhältnisse sind im arktischen Tundragebiet durchaus nicht einheitlich. Nicht nur die Breitenlage ist von Bedeutung, sondern auch die Ozeanität bzw. Kontinentalität des Klimas. Das geht aus den Klimadiagrammen (Abb. 9.1.2–9.1.13) deutlich hervor. Bei Stationen, die in der Nähe der Baumgrenze liegen, ist die Zahl der Tage mit Tagesmitteln über −10 °C und die mit Tagesmitteln über +10° C vermerkt. Übersteigt letztere 30 Tage, so liegen die Stationen noch in der Waldtundra.

Sehr milde sind die Winter im ozeanischen Gebiet Skandinaviens. Am Nordkap, dem nördlichsten Punkt Europas (in Norwegen, 71,1 ° N, 33 m NN) haben die Jahresmittel der Temperatur seit 1871 sogar um etwa 1,65 °C zugenommen und betragen jetzt 2,8 °C (Max. 13,7 °C, Min. −6,0 °C). Die mittlere Niederschlagsmenge ist 707 mm (max. 1050 mm, min. 514 mm). Die Zahl der Tage mit Frost ist 152, mit Regen 104, mit Regen und Schnee 52, nur mit Schnee 84, mit Graupeln 20 und mit Hagel 15 (Mittelwerte). Die Blüte von *Rubus chamaemorus* beginnt im Mittel am 18. Juni, die Frucht wird nach weiteren 50 Tagen reif (LAUSCHER 1980).

Aber nicht nur direkt an der Meeresküste ist das Klima mild, auch an der Tundragrenze, etwa bei Abisko ist die mittlere Jahrestemperatur um 0 °C, so daß ein Permafrostboden meist fehlt. Dasselbe gilt auch für die pazifische Küste (Kamchatka). Mit zunehmender Kontinentalität nach Osten sinkt die Jahrestemperatur bis unter −16 °C.

Natürlich ändert sich das Klima in der Arktis auch von Süden nach Norden: Die Aperzeit wird kürzer, die Tage werden im Sommer länger, aber die Höhe des Sonnenstandes um die Mittagszeit nimmt ab. Die Einstrahlung auf eine horizontale Bodenoberfläche wird infolgedessen schwächer und ihre Erwärmung geringer; die Temperaturunterschiede zwischen Tag und Nacht nehmen somit ab.

Von großer Bedeutung ist die Zahl der Frostwechseltage, denn von dieser hängen die Erscheinungen des Bodenfließens oder der *Solifluktion* (vgl. p. 497) ab, die in der Arktis sehr ausgeprägt sind. Abb. 9.1.14 gibt die Frostwechselhäufigkeit in der Arktis im Vergleich zu der im nivalen Bereich der Alpen an.

Das größte Tundragebiet erstreckt sich in Nordsibirien bis zum nördlichen Eismeer. Die Fläche von diesem völlig waldlosen Gebiet erreicht 3 Millionen km^2.

Nach meteorologischen Angaben beträgt die Zahl der Tage mit einem Tagesmittel über 0 °C etwa 55–118. Die Vegetationszeit beginnt im Juni und endet im September. Die geringe Sommerwärme ist z. T. auf den Wärmeverbrauch beim Abtauen des Schnees und beim Auftauen der oberen Schichten des Bodens zurückzuführen. Die Bedeutung des Winters für die Ablagerung des Schnees in Beziehung zum Relief und das dadurch bedingte Vegetationsmosaik entsprechen den Verhältnissen in den Alpen. Hervorgehoben werden stets die Winterstürme in der Arktis, die 15–30 m · sec^{-1} erreichen, mit einzelnen Böen bis 60 m · sec^{-1}. Die Niederschläge betragen im ozeanischen Gebiet der Kola-Halbinsel 400 mm, im kontinentalen Sibirien dagegen meist nur 200–250 mm. Trotzdem ist infolge der sehr geringen potentiellen Evaporation

das Klima der Arktis humid und die Nebelhäufigkeit in Meeresnähe sehr groß. Von den Niederschlägen gehen nur 30% durch Verdunstung verloren. Da ein Versickern des Wassers beim Permafrost im Boden nicht möglich ist, sind die Böden meist vernäßt. Nur steinige Böden auf den Erhebungen können im Sommer zwischendurch austrocknen. Die Schneehöhe beträgt meist 10–50 cm. Durch die Stürme im Winter werden alle Erhebungen schneefrei gefegt, während in den Mulden sich große Schneemassen ansammeln. Auf Nowaya Zemlya können nur 5 von 41 Arten ohne Schneebedeckung überwintern. An solchen Standorten spielt das Windge-

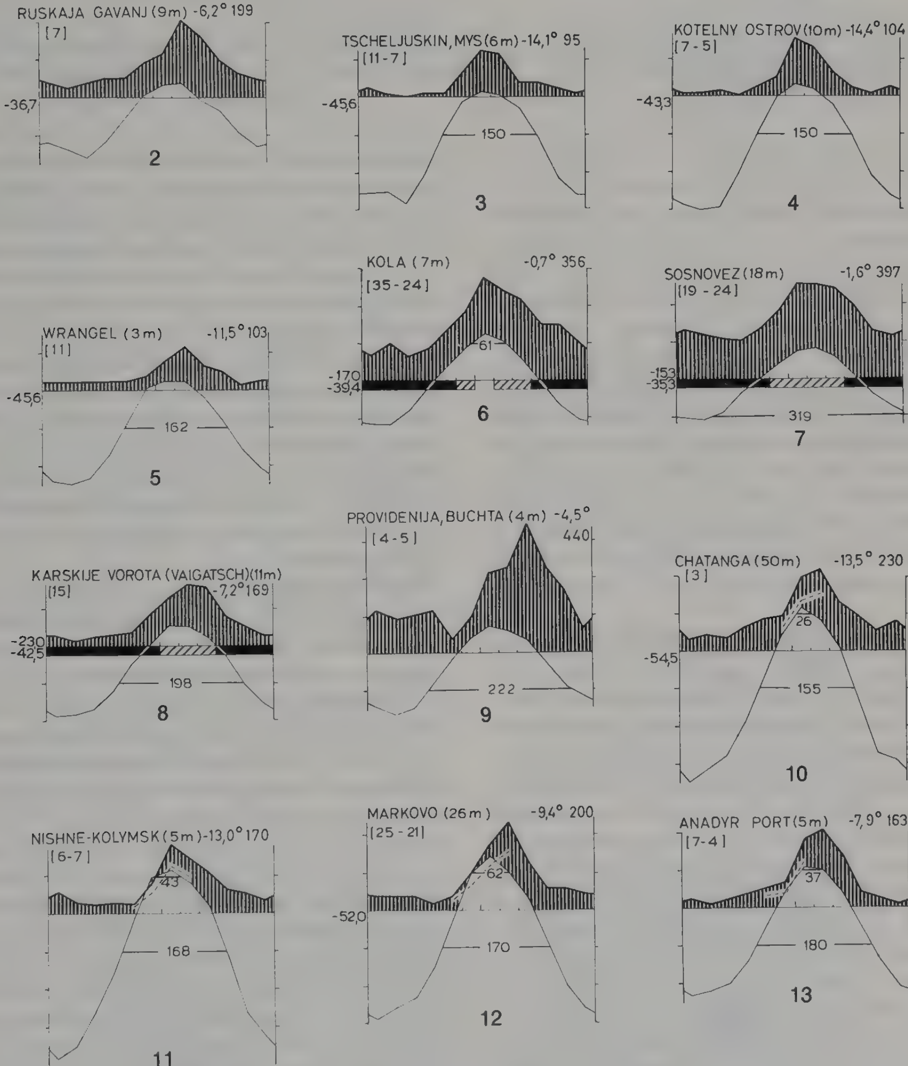


Abb. 9.1.2–9.1.13: Klimadiagramme aus der arktischen Zone des ZB IX (jeweils von W nach E):
9.1.2–9.1.5: Aus der arktischen Wüste: Ruskaya Gavan (Nordinsel von Novaya Zemlya), Chelyuskin (Tscheljuskin) Mys (nördliches Kap der Taimyr-Halbinsel in Westsibirien), Kotelny Ostrov (Neusibirische Insel, 75° N) und Vrangel (östlichste Insel 71° N).
9.1.6–9.1.9: Aus der Tundra: Kola (68½° N, an der Waldgrenze), Sosnovetz (auf dem Polarkreis am Weißen Meer), Karskiye Vorota (auf der Insel Vaigach, 70° N), Provideniya Bukhta (an der Beringstraße, 64° N).
9.1.10–9.1.13: Aus dem kontinentalsten und kältesten Teil Ostsibiriens (an der Waldgrenze): Khatanga, Nizhnye Kolymsk, Markovo und Anadyr Port.

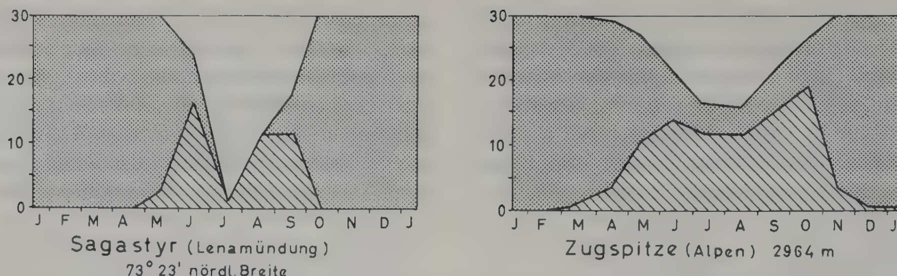


Abb. 9.1.14: Anzahl der Frostwechseltage in der Arktis und in den Alpen (nach C. TROLL). Ordinate: Zahl der Tage, schraffiert = Frostwechseltage, punktiert = Eistage, weiß = frostfreie Tage im jeweiligen Monat.

bläse, bei dem Eiskristalle sowie Sandkörner mitgeführt werden, eine besondere Rolle. Alle Erhebungen sind durch Schnee- und Sandschliff glattgehobelt. Da die Sonne selbst im Sommer mittags nicht hoch steht, werden nur steile Südhänge durch die Einstrahlung stark erwärmt (4–5 mal stärker als ebene Flächen). Diese sind deshalb häufig richtige «Blumengärten». Die Dauerbeleuchtung im Sommer ermöglicht eine fast ununterbrochene positive Netto-Photosynthese und damit eine rasche Aufspeicherung von organischer Substanz. Die Mächtigkeit des Dauerfrostbodens, die über 100 m erreichen kann, spielt für die Vegetation keine Rolle. Wichtig ist die Tiefe, bis zu der der Boden im Sommer auftaut. Das können oft nur die oberen 10 cm sein.

Die Zahl der Meteorologischen Stationen im arktischen Gebiet ist gering. Wir bringen die Klimadiagramme von 3 Stationen aus der Arktischen Wüste, 4 aus der Kontinentalen Zone (untere Reihe) und 4 etwas ozeanisch beeinflußte (Kola, Sosnovetz, Karskiye Vorota, Prov. Buchta; Abb. 9.1.2–13). Die von Meteorologen in 2 m Höhe gemessenen Lufttemperaturen geben uns jedoch keine richtige Vorstellung von den Lebensbedingungen der arktischen Vegetation, da die Pflanzen meist höhere Temperaturen aufweisen. Wenn die Lufttemperatur 0 °C erreicht, ist der Boden meist schon ½ m aufgetaut. Denn die Temperatur der bodennahen Luftschicht in 0–10 cm über dem Boden ist viel höher. *Die günstigsten Wachstumsverhältnisse sind deshalb in unmittelbarer Nähe der Bodenoberfläche gegeben.* Das gilt auch für die Wurzeln im Boden, der im Sommer nur langsam auftaut (KARANDINA 1954). Nur in dem schmalen Bereich über und unter der Bodenoberfläche können in der kurzen Vegetationszeit die Lebensvorgänge so intensiv ablaufen, daß eine Stoffproduktion stattfindet, die es der Pflanze gestattet ihre generativen Organe zu entwickeln und reife Samen auszubilden. *Die Biosphäre in der Tundra ist daher eine hauchdünne Schicht.*

Der niederliegende Wuchs der Pflanzen im Hochgebirge wird oft mit der starken ultravioletten Strahlung in Zusammenhang gebracht, aber in der Arktis ist diese bei dem niedrigen Stand der Sonne besonders schwach. Der ausschlaggebende Faktor muß somit in beiden Fällen die höhere Temperatur direkt an der Bodenoberfläche sein. In Westgrönland wurden im Hochsommer mittags bei einer Lufttemperatur unter 18 °C an niederliegenden Pflanzen 29–33 °C gemessen.

Die Mehrzahl der Arten erreicht nur eine Höhe von 1–20 cm, und bei vielen Rosetten- und Halbrosettenpflanzen schmiegen sich die Blätter an die warme Bodenoberfläche.

Die Anzahl der Polsterpflanzen ist nicht groß. Diese, sowie die Arten mit kriechenden Stengeln, findet man hauptsächlich an windexponierten Standorten. Auch die Arten mit weiß behaarten Blättern machen auf der Taimyr-Halbinsel nicht mehr als 23%. aus. Die Behaarung verbessert bei Einstrahlung die Temperaturverhältnisse der Blätter, weil eine Entfernung der erwärmten dem Blatt anliegenden Luftschichten durch Wind erschwert wird. Da die Temperaturgradienten in den untersten Luftschichten und obersten Bodenschichten sehr steil sind, erwärmen sich die einzelnen Teile einer Pflanze, die sich zudem zum Teil gegenseitig beschatten, sehr unterschiedlich. Als Beispiel bringen wir Abb. 9.1.15 (vgl. auch die Angaben von BIEBL 1968).

Polster von *Diapensia lapponica* erwärmen sich in Schwedisch-Lappland in der Sonne bis 35 °C, maximal 45 °C (FISCHER und KUHN 1984).

Das Wachstum der Pflanze kann im Frühjahr

durch «Eisfenster» gefördert werden: Wenn der Schnee um eine Pflanze herum früher taut, weil die Pflanze durch die in den Schnee eindringende Strahlung etwas stärker erwärmt wird, dann bildet sich im Schnee eine Höhlung, die oben durch eine dünne durchsichtige Eisschicht abgeschlossen ist, so daß ein kleines «Gewächshaus» entsteht, in dem die Temperatur bis zu 14°C höher sein kann als an der Eisoberfläche. Taut das Eis und bildet sich im Eisfenster eine Öffnung, dann sinkt die Temperatur in der Höhlung rasch ab (Abb. 9.1.16). Besonders schnell taut der Schnee um Polsterpflanzen herum.

Besteht die Vegetationsdecke aus einzelnen Frostbuckeln, wie z.B. im subarktischen Gebiet auf Island, wo die Buckel etwa 30–50 cm hoch sind und einen Durchmesser von 75–200 cm haben, so machen sich bereits bei diesen Expositionsunterschiede bemerkbar, die in der Verteilung der einzelnen Arten zum Ausdruck kommen. Die nördliche Seite bevorzugen *Salix herbacea, Rhacomitrium* und die Flechten *Thamnolia* und *Stereocaulon,* die südlichen dagegen *Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus* und *V. uliginosum, Arctostaphylos uva-ursi* und *Betula nana.* Gleichmäßig verteilt sind *Empetrum hermaphroditum, Festuca ovina, Thalictrum alpinum* und *Dryas octopetala.* Aber auch bei diesen Arten ist der Zuwachs auf der südlichen Seite am höchsten. So wogen 100 Triebspitzen von *Empetrum* auf den oberen Teilen der Buckel 1,63 g (Trockengewicht), auf der Nordseite 1,80 g und auf der Südseite 2,54 g. Der entsprechende Wert bei freistehenden Exemplaren auf neu zu besiedelnden Flächen, also ohne Konkurrenz, war 6,0 g (Lieth 1961).

Das Klima an der Bodenoberfläche spielt in der Arktis meist eine größere Rolle als das Makroklima.

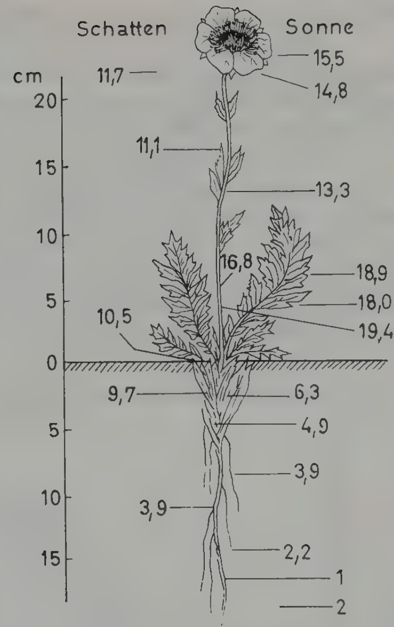


Abb. 9.1.15: Temperaturen in °C der einzelnen Teile von *Novosiviersia glacialis* und ihrer Umgebung um 10h 45 am 12. Juli 1955 (nach Tikhomirov 1963).

9.2 Die Böden

Eine Bodenkarte mit den Bodenzonen und Unterzonen liegt für das Gebiet östlich des Urals bis Novaya Semlya im Norden vor, die wir hier bringen (Abb. 9.2.1). Diesen Bodenzonen ent-

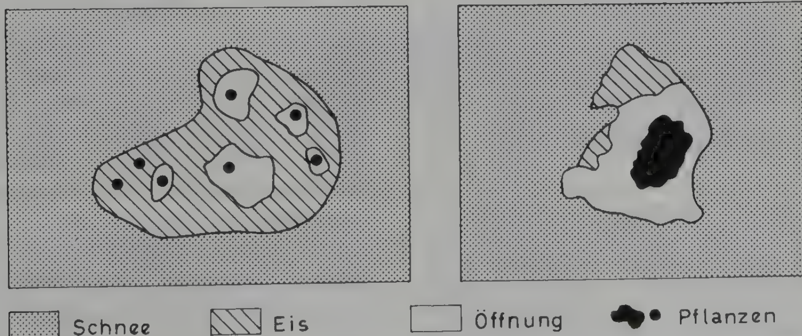


Abb. 9.1.16 Kleine «Eis-Glashäuser» in der Arktis, bereits geöffnet (nach Tikhomirov 1963). Nähere Erläuterung im Text.

sprechen bestimmte Vegetationszonen (MELZER 1984).

Typische Podzolböden sind nur in der Waldzone der Taiga verbreitet, leicht podzolige reichen etwas weiter nach Norden.

Für die arktischen Böden ist ebenso wie für die Wüstenböden die starke physikalische und die fast fehlende chemische Verwitterung bezeichnend. Das gilt vor allem für die hocharktischen Wüsten, die im Sommer aride Verhältnisse aufweisen können. Deswegen lassen sich auch ähnliche Verwitterungsformen (Tafoni-Bildungen, Bröckellöcher) beobachten (MECKELEIN, Vortr.). In der eigentlichen arktischen Tundra mit vielen Frostwechseltagen erfolgt dagegen der Zerfall der Gesteine hauptsächlich durch Frostwirkung. Dagegen zeichnen sich die arktischen Böden im Gegensatz zu den Wüstenböden durch einen Überschuß an Wasser aus, weil der Permafrostboden ein Versickern des Schmelzwassers im Frühjahr verhindert und der auftauende Boden meist wassergesättigt bleibt; denn die Verdunstung und die Transpiration der Vegetation bei den niedrigen Temperaturen errei-

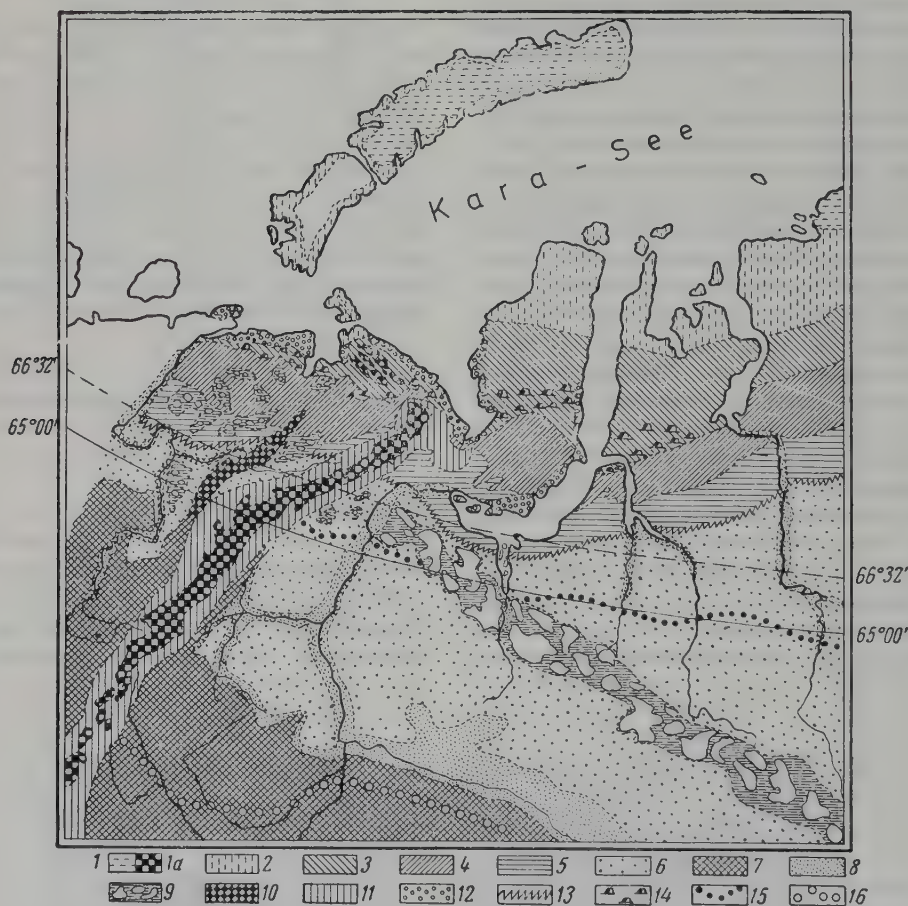


Abb. 9.2.1: Bodenzonen und Unterzonen (in Klammern) im äußersten Norden auf Novaya Zemlya und südlich der Kara-See (nach GOVORUKHIN, aus ALEKHIN 1951).
Zonale Böden: 1 Zone der Rohböden in der Arktischen Wüste und 1a Golez-Böden des Ural-Gebirges, 2–3 Zone der Tundraböden (2 arktische Böden nördl. vom 72° N und Polygon-Strukturböden südl. vom 72° N, 3 Gley-Fleckentundraböden), 4–7 Zone der Podzolböden (4 kryptopodzolige Tundraböden, 5 torfig-podzolige Böden der Waldtundra, 6 schwach podzolige Böden, 7 stark podzolige Böden), 8–12 azonale Böden (8 alluviale Talböden, 9 Torfhügelböden, 10 Kalkschuttböden der Höhenzüge, 11 Schuttböden des Uralgebirges, 12 Brackböden der Meeresküsten), 13 Nordgrenze der Taiga, 14 Böden der postglazialen Wärmezeit mit Baumstümpfen und -stämmen, 15 Nordgrenze der Ortsande, 16 Nordgrenze der typischen Podzolböden der Taiga.

chen nur relativ geringe Werte. Da die Böden in ebener Lage auf Eu-Klimatopen vernässen, kann man nicht von zonalen Böden sprechen, denn sie sind meistens hygromorph. Besser dräniert sind die Böden in Hanglage, aber bei diesen spielt die Exposition eine Rolle, auch unterliegen sie der Solifluktion, befinden sich somit mit Ausnahme reiner Felsböden in ständiger Bewegung. Durch niedrige Temperaturen wird sowohl die Produktion der Vegetation und damit die Streubildung gehemmt, aber auch der Abbau der organischen Substanz und zwar letzterer stärker. Die Folge davon ist, daß ungeachtet der geringen Produktion doch eine Anreicherung von Humus, oft torfiger Art, stattfindet. *Die arktischen Böden sind deshalb im allgemeinen humusreich.* Nur in der arktischen Wüste ist die Produktion so gering, daß die Böden humusarm bleiben.

Die mineralischen Horizonte unter den humosen sind, soweit sie im Sommer auftauen, meist schluffig und bei Wassersättigung ein Gley. Die Solifluktion wirkt sich sehr verschieden aus, je nachdem, ob die Böden feinkörnig und homogen sind oder steinig und inhomogen. Homogene Böden weisen in der südlichen Tundra die bereits erwähnten Frostbuckel oder Hügel, in Hanglage dagegen den Höhenlinien parallel verlaufende Terrassen auf, die an «Viehtreppen» erinnern. Wie sie entstehen, zeigt das Profil auf Abb. 9.2.2. Die durch die Wurzeln zusammengehaltene humose oder torfige obere Bodenschicht rutscht im wassergesättigten Zustand unter der Schwerkraftwirkung auf der breiigen darunter liegenden Schicht oder dem noch gefrorenen Boden ab, indem oben ein horizontal verlaufender Riß und unten eine Falte entsteht. Eine Neigung von 3–5 °C genügt bereits, um die durch Frostschubwirkung geförderte Bewegung auszulösen. Der über der Falte entblößte Boden wächst mit der Zeit wieder zu. Im ebenen Gelände bildet sich die Fleckentundra. Die Flecken entstehen, wenn eine relativ dünne nicht gefrorene Schicht zwischen dem Permafrostboden und dem oberen im Herbst bereits gefrorenen Boden zusammengepreßt wird; dabei muß die obere Schicht an einzelnen Stellen gesprengt werden und der Lehmbrei ergießt sich über die Pflanzendecke (Abb. 9.2.3). Diese vegetationslosen Flecken sind mehrere cm höher als die umgebende Pflanzendecke (Abb. 9.2.4).

Durch die Häufigkeit des Frostwechsels arbeiten sich die im Boden befindlichen Steine mit

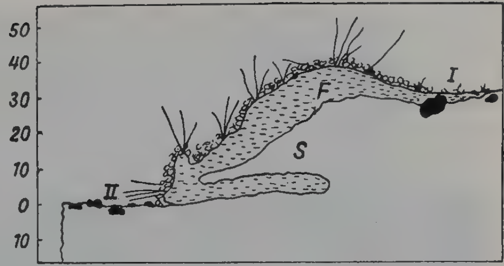


Abb. 9.2.2: Erdfließen an einem leichten Hang in der Arktis (nach HANSON, aus WALTER 1960). Die Faserige Torfschicht (F) mit der lebenden Pflanzendecke hat sich um 30 cm von I in die Depression II bewegt und eine Falte gebildet, in die der Schluffboden (S) eingeschlossen ist.

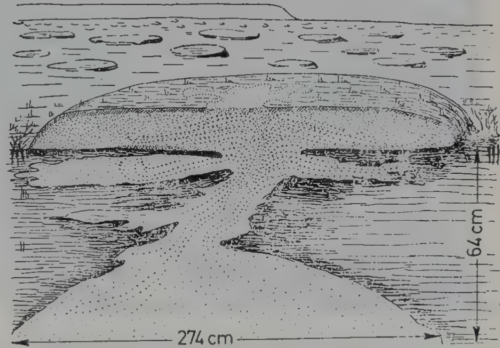


Abb. 9.2.3: Schema der Fleckentundra mit einem vertikalen Schnitt durch einen Flecken (aus ALEKHIN 1951).

der Zeit an die Oberfläche heraus: Beim Gefrieren der oberen Bodenschichten nehmen diese durch Ansaugen von Wasser aus den tieferen Schichten an Volumen stark zu und wölben sich auf; dabei werden Steine mitgehoben, die mit ihrem oberen Teil in der gefrierenden Bodenschicht stecken; unter ihnen bildet sich ein Hohlraum in den Bodenteilchen fallen. Deshalb kann der Stein beim Auftauen nicht in die frühere Lage fallen, sondern bleibt näher zur Bodenoberfläche liegen. Wiederholt sich dieser Vorgang viele Male, so gelangt der Stein schließlich aus dem Boden und liegt an der Oberfläche (Abb. 9.2.5) – eine Erscheinung, die auch schon im ZB VI nach vielen Frostwechseltagen in jedem Garten und auf jedem Acker beobachtet werden kann. Da der Gefriervorgang stets von bestimmten Gefrierzentren ausgeht, wird so der Stein zugleich zentrifugal verschoben (Abb. 9.2.6), so daß Steinnetz- oder Polygonbö-

Abb. 9.2.4: Landschaft mit Fleckentundra im Cherski-Gebirge (NE-Yakutien, 1100 m NN). Vorherrschend Zwergbirke *(Betula exilis)* und *Rhododendron parviflorum* (Foto V. N. Pavlov).



Abb. 9.2.5: Bewegungen der Steine bei Frostwechsel. Beim Gefrieren des Bodens (2 schraffiert) wird der Stein gehoben; nach dem Auftauen (3) ragt er über die Bodenoberfläche hinaus (vgl. mit 1), aus Walter 1960.

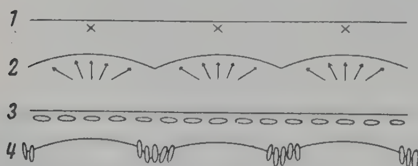


Abb. 9.2.6: Erläuterung der Polygonbildung: 1 bei × Gefrierzentren, 2 Pfeile zeigen die Richtung an, in der die Steine verschoben werden, 3 ursprüngliche Lage der Steine, 4 deren Lage nach wiederholtem Gefrieren und Auftauen, die zur Polygonbildung führt (aus Walter 1960).



Abb. 9.2.7: Steinnetz- oder Polygonböden in der alpinen Stufe der Gebirge bei Torne Tresk (Schwedisch-Lappland). (Foto E. Walter).

den entstehen (Abb. 9.2.7 und 9.2.8). Sie sind für die Hocharktis besonders typisch. Die Pflanzen wachsen auf diesen zwischen den Steinen der Netze, wo der Boden sich nicht bewegt.

An Hängen werden die Steine seitlich und in der Richtung des Gefälles verschoben, so daß



Abb. 9.2.8: Ein Polygon von Abb. 9.2.7 mit am Rande aufgerichteten Steinen (Foto E. WALTER).

Steinströme oder Streifenböden in der Richtung des Gefälles zur Ausbildung kommen.

Die Solifluktion hat eine enorme abtragende Kraft. Auf sie ist es zurückzuführen, daß alle nicht felsigen Hänge in der Arktis abgeflacht werden und eine Verlagerung von allem feinen Schuttmaterial in die Täler eintritt. Dadurch wird die Entstehung von Felsböden begünstigt. Im Gebirge bilden sich nackte Felskuppen (russisch «Golzy»). Eine anschauliche Darstellung der Frostböden in Schweden bringt LUNDQUIST (1944).

Man kann in der Arktis folgende edaphische und auch mikroklimatische Biotoptypen unterscheiden, die sich auch floristisch scharf abheben:

1. Steinige und steile Berghänge mit Schutthalden, die die ungünstigsten Lebensbedingungen bieten. Hier findet man in Sibirien nur vereinzelt zwischen Felsen versteckt *Poa abbreviata, Saxifraga oppositifolia, Dryas punctata* u. a., sowie an Felsen die Flechten *Rhizocarpon-, Gyrophora-* und *Parmelia*-Arten.

2. Ebene, plateauartige Berggipfel, die schneefrei bleiben und Polygonböden aufweisen, sind ebenfalls schwach besiedelt, und zwar überhaupt nur dort, wo der Schnee in Felsritzen liegenbleibt.

3. Steile, feinerdereiche Hänge, die bei Südexposition im Winter von einer mächtigen Schneeschicht bedeckt sind, die jedoch im Frühjahr rasch abtaut. Hier findet man blütenreiche Wiesen mit *Cerastium-, Draba-, Erigeron-, Taraxacum-* u. a. Arten. Bei Nordexposition bleibt der Schnee oft das ganze Jahr hindurch liegen.

4. Tälchen unterhalb von Schneeflecken, die dauernd mit Schmelzwasser befeuchtet werden und Arten wie *Caltha arctica, Ranunculus nivalis, R. sulphureus, Pleuropogon sabinii, Dupontia fisheri* u. a. günstige Lebensbedingungen bieten.

5. Die Bach- und Flußufer, die im Winter von Schnee bedeckt sind und bei Südexposition früh ausapern. Es sind mit die günstigsten Standorte. Durch den Eisgang wird die Pflanzendecke oft aufgerissen, so daß sich auf dem nackten Boden verschiedene Arten ansiedeln können.

6. See- und Flußterrassen im Hochwasserbereich, auf denen die Arten schon vor dem Hochwasser zu blühen beginnen und nach dem Hochwasser auf dem mit Schlamm bedeckten Boden ihr Wachstum fortsetzen. Diese Standorte dienen vielen Arten als Wanderwege.

7. Sandige Flußterrassen sind ähnliche Standorte, werden jedoch von Pflanzen mit langen Rhizomen besiedelt, wie *Equisetum arvense, Rumex graminifolius* u. a.

8. Hänge, die der Solifluktion unterworfen

sind, besitzen eine Vegetation, die dauernd durch die Bodenbewegung gestört wird, so daß viele Keimlinge die Möglichkeit erhalten, sich anzusiedeln.

9. Sumpfgebiete an den Seeufern, deren Vegetation relativ arm ist: *Arctophila fulva, Ranunculus pallasii, Pleuropogon sabinii, Hippuris vulgaris, Comarum palustre* u. a.

10. Die Meeresufer, auf denen man halophile Arten findet, auf Sand zusammen mit *Elymus,* auf Schlick mit *Puccinellia* und *Calamagrostis.* Wird der Einfluß des Meerwassers schwächer, dann stellen sich Zwergstrauchheiden mit *Empetrum hermaphroditum* und *Vaccinium vitis-idaea* ein.

9.3 Die Produzenten

Die Vegetation des euroasiatischen Teiles wurde bereits bei Walter (1974) auf S. 22–51 behandelt. Hier wird ergänzend die neue russische Literatur ausgewertet. Das heutige europäische arktische Zonobiom IX war im Pleistozän im Gegensatz zum ostsibirischen Teil während der Glazialzeiten von Eis bedeckt und wurde somit erst nach der letzten Eiszeit im Postglazial von den Pflanzen besiedelt. Während der Glazialzeiten mischte sich die nach Süden verdrängte arktische Flora mit den aus den vergletscherten Gebirgen hinabgedrängten alpinen Florenelementen. Es entstand das «arktisch-alpine Florenelement», das heute die auffallende Gemeinsamkeit der Arktis und der alpinen Stufen der nördlichen Gebirge der Nordhemisphäre bedingt. Daneben kommen in der Arktis auch rein arktische Florenelemente vor; dazu gesellen sich boreale Elemente, die aus dem Zonobiom VIII, das zeitweise in der Postglazialzeit sich weiter nach Norden erstreckte, in der südlichen Tundra verblieben.

Viele Arten des Zonobioms IX sind zirkumpolar verbreitet oder zirkumpolar durch nahe verwandte Arten vertreten, z. B. die Zwergbirken: *Betula nana* (in Grönland, Europa und Westsibirien), durch *B. exilis* (Zentral-Sibirien), *B. middendorffii* (Ostsibirien), *B. glandulosa* (Kanada). Das arktische Zonobiom IX ist deshalb wohl das floristisch einheitlichste. Eine Gliederung der Flora und der Vegetation vollzieht sich mehr von Süden nach Norden in Übereinstimmung mit den klimatischen Subzonobiomen.

Die arktische baumlose Vegetation wird all-

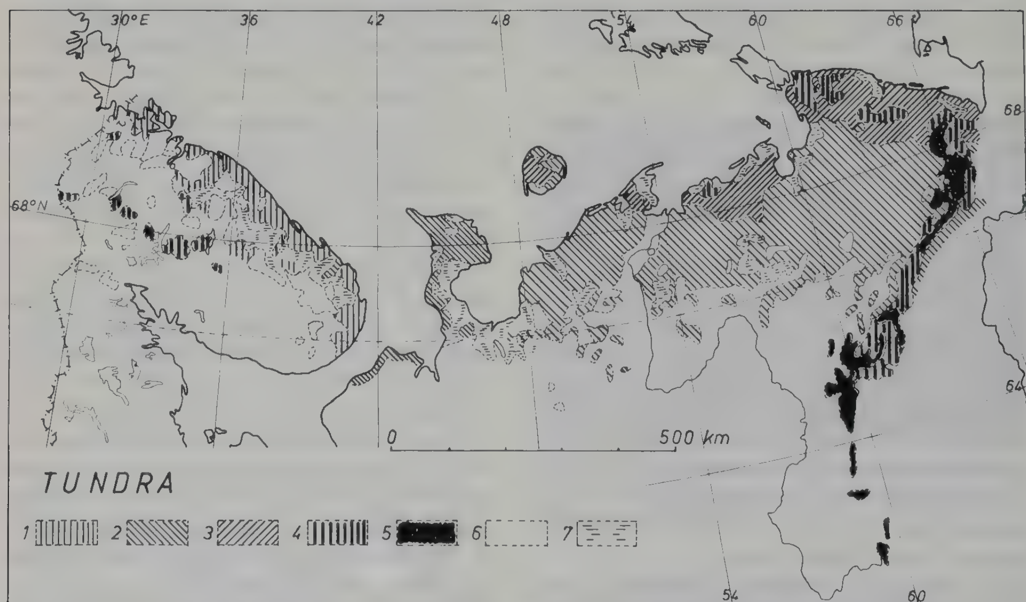


Abb. 9.3.1: Gliederung der Tundra in der europäischen USSR (nach «Rastitelnost» 1980, vereinfacht gezeichnet von A. Benzing).
1 Strauch- und Zwergstrauchtundra der Kola-Halbinsel, 2 südliche osteuropäische Tundra, 3 nördliche osteuropäische Tundra, 4 Gebirgstundra mit krautigen Pflanzen, 5 dasselbe felsig, 6 Große Tundra-Inseln in der Waldtundra, 7 Tundra-Cariceten-Moore und nasse Flächen.

gemein als «Tundra» bezeichnet. Als subarktisch betrachten wir nur das Zono-Ökoton der Waldtundra, das analog zur subalpinen Stufe der Gebirge den Übergang von den Wäldern zur baumfreien Vegetation bildet. Oft wird auch das nächste Subzonobiom der «Südlichen Tundra» dazugerechnet, weil in dieser noch boreale Elemente stark vertreten sind (Ericaceen-Zwergsträucher, *Empetrum,* Zwergbirken, *Comarum palustre, Rubus chamaemorus, Deschampsia flexuosa, Calamagrostis, Chamaenerium* u. a.), aber es treten auch zahlreiche arktische und arktisch-alpine Elemente auf. Diese herrschen in der «Nördlichen Tundra» absolut vor; an Stelle der Zwergsträucher verbleiben nur Spaliersträucher, wie *Salix polaris, S. reticulata* u. a., *Dryas* spp. und Polsterpflanzen (*Silene acaulis, Saxifraga* spp. u. a.); dazu kommen *Carex stans* und andere arktische Seggen und Gräser. Unter den Moosen verschwinden die *Sphagnum* spp., die in den Tundren auch südlicher keine große Rolle spielen. Hochmoore fehlen der Tundra. Weiter im Norden im Subzonobiom der arktischen Wüste, die der nivalen Stufe der Hochgebirge entspricht, kommen mehr einzeln stehende Pflanzen vor und auf den verbreiteten Polygonböden wird der Anteil der vegetationslosen Flächen noch größer. Die Verbreitung der Waldtundra und der drei Tundrazonen zeigt Abb. 9.3.1 für den europäischen und 9.3.2 für den eurosibirischen Raum. Artenlisten der Tundrengemeinschaften und Abbildungen der Vegetation aus der eurosibirischen Arktis findet man bei Walter 1974 auf Seite 24–42.

Wir fügen 4 Landschaftsaufnahmen aus dem Ob-Mündungsgebiet von Norden nach Süden hinzu (Abb. 9.3.3–9.3.6).

Aleksandrova (1977) veröffentlichte Arealkarten von *Salix lapponum* und *S. alexensis, S. polaris* und *Betula nana* in der USSR, von *Carex rotundata* und *C. miliaris* sowie von *C. ensifolia, C. bigelowii, C. lungens* und *C. consimilis.*

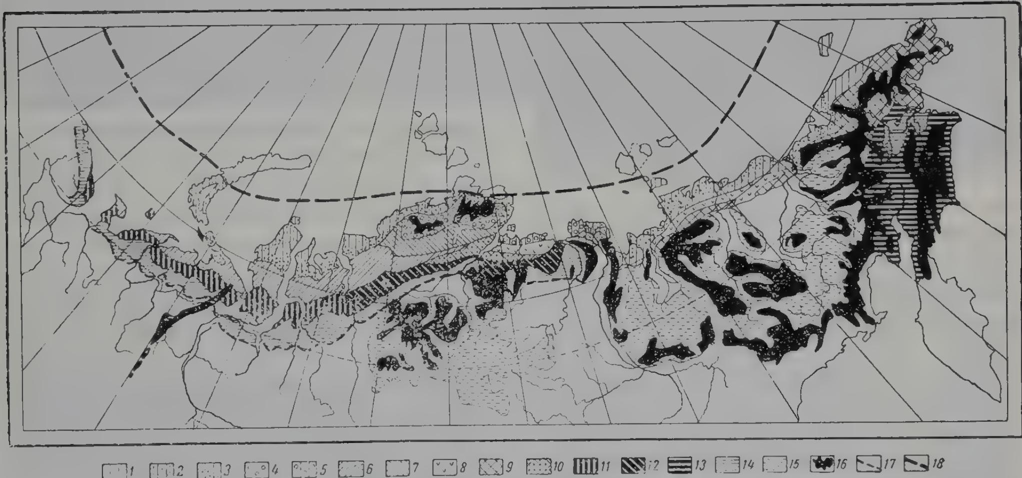


Abb. 9.3.2: Eurosibirische Tundra-Gliederung (nach Gorodkov und Govorukhin, aus Alekhin 1951). Eingezeichnet ist der 70. Breitengrad und gestrichelt der Polarkreis.
I. Unterzone der arktischen Tundra:
1 hocharktische Tundra (z. T. auch zur Kältewüste gerechnet), 2 Tundra mit Netzfrostböden, 3 Fleckentundra, 4 *Dryas*-Tundra der Gebirge, 5 arktische *Dryas*-Tundra.
II. Unterzone der Moos- und Flechtentundren:
6 *Cladonia*-Tundra mit Spalierweiden, 7 Moostundra ohne *Cladonia,* 8 *Alectoria*-Tundra in Jakutien, 9 *Cetraria cucullata*-Tundra sowie *Eriophorum*-Bülten und *Ledum decumbens*-Tundra, 10 *Cetraria cucullata*-Tundra mit *Dryas punctata.*
III. Unterzone der Zwergstrauchtundren:
11 westliche *Betula nana*-Tundra im Süden häufig mit *Alnus (Alnastrum) fruticosa,* 12 zentral-sibirische *Betula exilis*-Tundra, 13 fernöstliche Bülten-Tundra mit *Carex lugens* und *Betula middendorffii* oder *Pinus pumila.*
IV. Unterzone der Waldtundra:
14 nördliche und südliche Waldtundra, 15 Gebirgswaldtundra, 16 Gebirgstundra und Golzy, 17 Waldgrenze (Taigagrenze) im Tiefland, d. h. Südgrenze der Tundrazone, 18 Südgrenze der fast vegetationslosen Polarwüste, d. h. Nordgrenze der eigentlichen Tundra. Arktische Kältewüste = ohne Signatur (nördlich von 18).

Die Ansicht, daß die arktischen Arten sich hauptsächlich vegetativ vermehren, ist falsch. Steril sind nur die borealen Arten, die in die Arktis hineingehen. In der Hocharktis reifen allerdings die Samen nicht jedes Jahr aus, sondern nur in günstigen Jahren. Bei der Kürze der Vegetationszeit ist es notwendig, daß die Blüte sehr früh erfolgen kann. Deshalb werden die Blütenknospen oft im Jahr vorher angelegt. Von 184 auf Grönland untersuchten Arten trifft das für die Hälfte zu (SØRENSEN 1941).

Die Blütenknospen überwintern 8–10 Monate meist in voll entwickeltem Zustand, um sich, wenn die Pflanze nach dem Winter vom Schnee befreit ist, gleich zu öffnen. Meist wird eine große Zahl von Knospen angelegt, so daß Reserven vorhanden sind, falls ein Teil im Winter oder bei Spätfrösten zugrunde geht. Es kann vorkommen, daß einige Knospen schon im Herbst aufblühen und die Blüten vom Winter überrascht werden, oder daß in ungünstigen Jahren die Blüte noch nicht abgeschlossen ist.

Die Kälteresistenz der Pflanzen im Winter genügt, um die tiefsten vorkommenden Temperaturen ohne Schaden zu überdauern. Im Sommer nimmt die Kälteresistenz ab, aber auch dann richten häufige Nachtfröste keinen Schaden an. Nach RUSSEL (1940) blieben Blüten von *Ranunculus glacialis* nach einer Stunde bei − 10 °C unbeschädigt. Die häufig zitierte Angabe, daß *Cochlearia arctica* im aufgeblühten Zustande überwinterte und im Frühjahr die Blüte abschloß, beruht nach TIKHOMIROV auf einer mißverstandenen Notiz von KJELLMANN; denn nur die noch geschlossenen Knospen blühen im Frühjahr auf.

Sehr eigenartig verhalten sich die *aperiodischen Arten,* wie z. B. *Braya humilis* (SØRENSEN 1941). Sie dehnen ihre Entwicklung über mehrere Jahre aus und überwintern in einem beliebigen Stadium. Sie sind unabhängig vom kurzen Sommer; die Blütenknospen können schon 2 Jahre vorher angelegt werden und öffnen sich zu Beginn oder während der Vegetationszeit. Die borealen Arten produzieren in der Arktis meistens nur wenige keimfähige Samen (EUROLA 1972).

Viele arktische Arten haben dicke Wurzeln, die als Reservestoffspeicher dienen. Je mehr

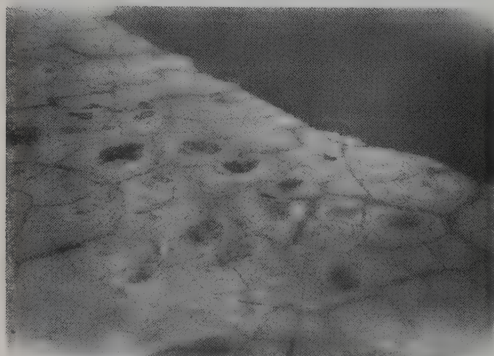


Abb. 9.3.3–9.3.6: Tundralandschaften im Ob-Mündungsgebiet von Norden nach Süden (Fotos L. I. MELZER):

Abb. 9.3.3: Sumpfiges Gebiet mit Polygonböden am Westufer der Ob-Bucht auf der Yamal-Halbinsel.



Abb. 9.3.4: Moosbulten-Tundra auf der Halbinsel Gydan zwischen Ob- und Yenisey-Mündung.

Abb. 9.3.5: Südlicher von Abb. 9.2.3: Zwergstrauch-Cariceten-Moostundra mit niederliegender *Salix glauca* und *Salix lanata*.



Abb. 9.3.6: Flechtenreiche *Larix sibirica*-Waldtundra auf einer Wasserscheide der südlichen Yamal-Halbinsel.

Reserven eine Pflanze hat, desto rascher kann sie sich entwickeln.

Die kühle und kurze Vegetationszeit ist für Therophyten ungünstig (vgl. Liste auf p. 516). Einjährig sind nur *Koenigia islandica* (Polygonaceae), 3 *Gentiana*-Arten, *Montia lamprosperma* und 2 *Pedicularis*-Arten, die als Halbparasiten zusätzliche Nährstoffe erhalten.

Eine sehr große Rolle spielen in der Arktis an trockenen Standorten die Flechten und an feuchten die Moose und Algen, von denen einige Cyanophyta Luftstickstoff binden können. Die meisten arktischen Pflanzen leiden unter Stickstoffmangel, denn die Aufnahme des Stickstoffs durch die Wurzeln ist bei tiefen Temperaturen zusätzlich erschwert. Das erklärt die häufig xeromorphe, besser peinomorphe (GREB 1957) Ausbildung der Pflanzen. Nur an stark durch Tiere überdüngten Stellen wachsen hygromorphe (nitrophile) Arten.

Unter den arktischen Arten gibt es viele Leguminosen (*Oxytropis, Astragalus, Hedysarum* u. s.), vor allen Dingen in der ostsibirischen Arktis. Ihre Wurzelknöllchen liegen direkt unter der sich erwärmenden Bodenoberfläche. Die Stickstoffbindung ist von großer Bedeutung, da die arktischen Böden stickstoffarm sind und die Nitrifikation fast fehlt. Das Stickstoffproblem ist von RUSSEL (1940) genauer untersucht worden. Er konnte zeigen, daß der Stickstoffgehalt der Böden mit der wichtigste Faktor für die Vegetationsgliederung auf der Insel Jan Mayen (71 °N) 320 km östlich von Grönland ist. Es handelt sich dort um vulkanische Böden aus Trachytbasalt, die stickstoffarm sind. Wo kein Stickstoff im Boden vorhanden ist, findet man nur Moose und Flechten. Eine Düngung erfolgt durch tierische Exkremente. Zwischen dem N-Gehalt der Böden und der Dichte der Vegetationsdecke bestehen deutliche Beziehungen. Überhaupt ist das Bakterienleben arm, dagegen scheinen die meisten Arten Mykorrhiza zu besitzen. TIKHOMIROV (1963) weist auf die Verbreitung der Nostocaceen hin, die man auf nackten Böden als Pioniere findet. Ihr Stickstoffgehalt beträgt fast 5% der Trockensubstanz, so daß man eine Stickstoffbindung annehmen darf (vgl. dazu auch WAGER 1938).

Das Alter, das selbst die krautigen arktischen Arten erreichen können, ist sehr hoch. Es lag bei 100 daraufhin untersuchten Exemplaren der *Novosieversia glacialis* zwischen 3 und 97 Jahren. Das älteste gefundene Exemplar mit einem 36 cm langen und 0,7 cm dicken Wurzelstock war 143 Jahre, wobei die Blattreste über 112 Jahre lang erhalten blieben. Von anderen Arten sind folgende maximalen Alterswerte bekannt: (Tabelle 9.1, unten).

Obgleich die meisten Arten sehr früh mit der Blüte beginnen, kann man doch in der Arktis eine typische Aspektfolge unterscheiden. Auf der Taimyr-Halbinsel sind es bis zu 5 Aspekte, allerdings überlappen sie sich und sind oft mehr mosaikartig verteilt.

Die meisten Blüten sind weiß oder gelb und nicht sehr groß: 30% haben einen Durchmesser von etwa 1 cm und nur 16% über 2 cm. Oft sind kleine Blüten zu größeren Blütenständen vereinigt, die als Schauapparat dienen. Entomogame, d. h. durch Insekten bestäubte Arten sind vertreten, doch überwiegt die Anemogamie, d. h. die Windbestäubung. Die Frucht- oder Samenverbreitung erfolgt ebenfalls vorwiegend durch den Wind (oft zu 84%), meist auf der Schneeoberfläche gleitend, aber auch durch das Wasser (10%). Beerenfrüchte kommen fast ausschließlich in der Waldtundra vor. Bei der erschwerten Produktion von organischer Substanz sind die Samen meist klein, unter 1 mg (bei etwa 75% der Arten). Die meisten Arten sind Frostkeimer, d. h. ihre Samen erlangen die Keimfähigkeit erst nach dem Winter. Die Keimung im Frühjahr gibt den Keimlingen die Möglichkeit, bis zum Herbst gewisse Reserven anzulegen, bevor sie in den Winter gehen. Aber auch die Viviparie ist verbreitet (1,5% der Arten), bei Gräsern wie auch bei *Polygonum, Stellaria* und *Cerastium*. Die Keimfähigkeit der Samen ist nicht schlecht. Etwa 50% der Arten hatten bei der Prüfung eine Keimfähigkeit von 40% (SÖYRINKI 1938, 1939). Die Samen von *Salix reptans* keimten nach dem Überwintern zu 100%, ob-

Tab. 9.1: Maximales Alter verschiedener Arten in der Arktis

Betula nana	80 Jahre	*Calluna*	42 Jahre
Salix myrsinites	89 Jahre	*Loiseleuria*	64 Jahre
Salix arctica	200 Jahre	*Empetrum*	97 Jahre
Vaccinium uliginosum	93 Jahre	*Dryas*	108 Jahre

gleich *Salix*-Samen sonst nur wenige Tage keimfähig bleiben; aber während des Sommers verloren auch sie die Keimfähigkeit binnen kurzer Zeit.

Die gute Samenproduktion ermöglicht in der Arktis eine rasche Besiedlung von offenen Stellen, z. B. am Unterlauf der Lena. Ein ungünstiges Keimbett sind dagegen Moos-, ebenso wie Flechtendecken. Wenn jedoch die Pflanzen in diesen erst einmal Fuß gefaßt haben, dann ist eine Moosdecke für die Überwinterung günstig.

Genaue Angaben über den Altersaufbau der Populationen von Tundra-Arten machen CALLAGHAN and EMANUELSSON (1985). Sie listen das maximal festgestellte Alter für einzelne Arten in einer Tabelle auf.

Wir bringen nur einige Beispiele (Zahlen = Alter in Jahren):
Bäume der Waldtundra: *Betula tortuosa* 150, *Juniperus communis* >400, *Sorbus aucuparia* 112.

Zwergsträucher: *Betula nana* >75, *Arctostaphylos uva-ursi* und *A. alpina* >80, *Dryas octopetala* >108, *Empetrum hermaphroditum* und *E. nigrum* >70, *Loiseleuria procumbens* 64, *Phyllodoce coerulea* >35, *Salix herbacea* 35, *S. reticulata* 75, *Vaccinium vitis-idaea* (Klon) 109, *Lycopodium annotinum* (Ausläufer) 250.

Kräuter: meistens 10–20 Jahre, aber *Oxyria digyna* auch bis 50 Jahre, *Silene acaulis* (in Tatra) sogar 100 Jahre, Graminiden: meistens 4–20 Jahre.

Pflanzen mit ober- oder unterirdischen Ausläufern, deren Basalteile absterben und die apikalen immer weiter wachsen, besitzen kein begrenztes Alter. Das gilt auch für Krustenflechten, die auf Felsflächen vielleicht 1000 Jahre alt werden können *(Rhizocarpon)*.

Eine kurze zusammenfassende Beschreibung der Vegetationsverhältnisse im eurosibirischen Teil des ZB IX von der Waldtundra bis zur Kältewüste findet man bei WALTER 1974, Seite 24–42 auch von den nördlichen Inseln Wrangel (71°–72° N), Kotelny (75°–76° N), Novaya Zemlya (70½°–78° N) und der nördlich von 78° N liegenden Inselgruppe Spitzbergen (vgl. HOFFMANN 1968) mit einem durch den Golfstrom gemilderten Klima.

Unter den extremen klimatischen Bedingungen der Arktis wurden ganz bestimmte morphologisch-physiologische Pflanzentypen ausgelesen, die im Wettbewerb untereinander die verschiedenen Standorte besiedeln konnten und ihren Lebenszyklus selbst an den nördlichsten Ufern des Eismeeres aufrechtzuerhalten vermögen. Sie müssen also die dazu notwendige organische Substanz bei der Photosynthese produzieren.

Schon die älteren ökophysiologischen Untersuchungen, die bei WALTER (1968) zitiert sind, haben gezeigt, daß der Wasserhaushalt für die arktischen Pflanzen problemlos ist. Transpirationseinschränkung erfolgt selbst bei klarem Wetter nicht. Die Stomata bleiben im arktischen Sommer selbst um Mitternacht geöffnet. Die Wasseraktivität (Hydratur) ist immer hoch. Die Werte der osmotischen Potentiale liegen zwischen −7 und −20 bar, sind also hoch. Wenn einige Arten scheinbar xeromorphe Strukturen aufweisen, so handelt es sich um Auswirkungen des relativen Stickstoffmangels, also um Peinomorphosen.

Die Lichtintensität beträgt um Mitternacht in der ersten Julihälfte in Godhaven (West-Grönland) auf 69° N immer noch 450 Lux (außer bei Regenwetter oder Nebel), bei Temperaturen über 0° C, somit über dem Lichtkompensationspunkt der untersuchten Zwergsträucher oder krautigen Arten. Infolgedessen können die Pflanzen meistens 24 Stunden ununterbrochen CO_2 assimilieren, etwa 100 mg $CO_2 \cdot dm^{-2}$ pro Tag, was einer Stärkebildung von 600 mg entspricht. Daß dies für die Gesamtpflanze zu einer positiven Bilanz ausreicht, dürfen wir wohl annehmen.

Dabei sollen die Blätter der arktischen Arten bei höheren Temperaturen (im Blatt) am Tage wie Sonnenblätter stärkeres Licht ausnutzen können und bei tieferen Temperaturen nachts ähnlich wie Schattenblätter schwächeres Licht. Man darf daraus schließen, daß die Kohlenhydratsynthese ausreicht und die arktischen Arten in dem kurzen Sommer genügend Reserven speichern, um den Winter durchzuhalten und im nächsten Frühjahr erneut in kurzer Zeit neue Organe auszubilden und die Photosynthese wieder in Gang zu bringen. Die Atmungsverluste während des kalten Winters dürften minimal sein. Die ersten Bestimmungen der jährlichen Nettoproduktivität der Pflanzendecke ergab bei Abisko in Schwedisch-Lappland mit einer Vegetationszeit von 111 Tagen $250\,g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ (= $2{,}5\,t \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$). In N-Alaska bei einer Vegetationszeit von nur 70 Tagen: 83 g (= 0,83 t), in der Hocharktis mit 60 Tagen Vegetationszeit nur noch 3 g (= 0,03 t). Die Phytomasse eines Weidengebüsches auf Grönland ergab etwa $5{,}5\,tTG \cdot ha^{-1}$, also weniger als ⅒ der eines 25jährigen Buchenwaldes mit $63{,}7\,tTG \cdot ha^{-1}$.

Auf neuere genauere Messungen kommen wir bei der Besprechung einzelner arktischer Ökosysteme zurück.

9.4 Die Konsumenten

Die vom Menschen unbesiedelte Tundra ist fast das einzige Gebiet auf der Erde, wo noch eine ursprüngliche Tierwelt vorkommt. Das gilt auch für die Wirbeltiere. Unter diesen muß man solche unterscheiden, die die Tundra im Winter verlassen und entweder in die Waldtundra abwandern oder wie die Vögel weit nach Süden ziehen, und andere, die in der Tundra überwintern. Zu letzteren gehören die Lemminge (*Lemmus* spp., *Dicrostonyx* spp.), der Polarfuchs *(Alopus lagopus)*, in der grönländisch-kanadichen Tundra auch der Moschusochse *(Ovibos moschatus)* und die Schnee-Eule. Außer den Nagern ziehen sich die anderen in die südlicheren Teile der Tundra zurück. In den extrem kontinentalen Gebirgstundren Yakutiens und der Chukchen-Halbinsel kommen noch Steppennager, wie die Ziesel *(Citellus undulatus)* und Murmeltiere *(Marmota camtschatica)* vor. Die Lemminge verfallen nicht in Winterschlaf und legen keine Nahrungsvorräte an. Sie sind unter dem dünnen, aber harten Schneepanzer aktiv und vermehren sich sogar; besiedelt werden die südlichen Hänge mit leichten dränierten Böden und mächtiger Schneedecke. Wegen ihrer geringen Größe (Gewicht etwa 50 g) beträgt ihr Nahrungsbedarf das 1½–2fache des Körpergewichts pro Tag, pro Jahr sind es über 40–50 kg an Pflanzenmasse. Im Winter bauen die Lemminge aus Cyperaceen-Sprossen in der Nähe eines für jede Familie 100–200 qm großen Weidegebiets ein Nest. Die Nahrung bilden im Winter die unter dem Schnee grün bleibenden Teile von *Carex stans, Eriophorum* und anderen Graminiden. Sonst werden die Knospen der Cyperaceen, die Blätter von *Dryas, Novosieversia* oder die jungen Triebe von *Salix*, Zwergbirke und *Cassiope*, selbst die Spitzen von *Polytrichum strictum* gefressen. Auf der Taimyr-Halbinsel befinden sich die 1–1,5 ha großen Siedlungen in grabenförmigen Vertiefungen oder an Hängen von Bachbetten. Die Fläche rundherum wird zu 90–94% abgeweidet, so daß *Eriophorum angustifolium* erst wieder in den Jahren mit wenig zahlreichen Lemmingen zur Blüte kommt. Ein Maximum der Vermehrung tritt bei Lemmingen etwa alle drei Jahre auf.

Trockene Pflanzenteile verschmähen die Lemminge. Das übrigbleibende «Heu» (etwa 1–2 t · ha^{-1}) wird im Frühjahr durch Schmelzwasser zu großen Wällen zusammengeschwemmt und bildet schließlich torfige Bülte. Sehr auffallend ist zwischen den Zwergsträuchern ein Netz von Gängen, die die Winterquartiere der Lemminge kennzeichnen, und die eine Länge von 21–329 m pro 100 m^2 haben und 1–20% der Gesamtfläche einnehmen. Nach Verlassen der Winternester graben die Lemminge auf höher gelegenen Stellen ihre Baue, wobei sie bis 250 kg · ha^{-1} an Erde herauswerfen können. Somit stören die Lemminge die Pflanzendecke sehr stark und sorgen dafür, daß immer wieder Sukzessionen auf den gestörten Flächen eingeleitet werden. Diese Tätigkeit durch Jahrtausende hindurch ist ein bedeutender Faktor, der für eine gewisse Dynamik der Pflanzendecke sorgt.

Ähnlich ist die Tätigkeit der Ziesel, die sich auf der Chukchen-Halbinsel gerne in der Nähe der Thermalquellen ansiedeln, doch verbringen diese den Winter im Schlaf, in den sie bei Temperaturen von − 10 bis − 20 °C verfallen und aus dem sie aufwachen, wenn die sonnigen Tage beginnen, noch vor der Schneeschmelze.

Nicht geringer ist die Beanspruchung der Vegetation durch die Wasservögel, vor allem die Gänse (*Anser* spp., *Branta* spp.) im Sommer. Sie kommen im Frühjahr, wenn noch die geschlossene Schneedecke liegt, und holen unter dem Schnee die grünen Pflanzenteile heraus, insbesondere die Knospen und unterirdischen Teile der *Oxytropis* spp. Später ernähren sie sich von den herausgerissenen stärkehaltigen *Eriophorum*-Rhizomen, wobei sie die Pflanzendecke zu 50–80% beschädigen. Der nackte Boden wird zwar von einer dichten Moosdecke bewachsen, ist jedoch der Solifluktion unterworfen. Auf den sich bildenden Wällen siedelt sich gerne *Dryas* an. Im ersten Frühjahr kommen die erwachsenen Vögel, die nach dem Aperwerden des Bodens sich paarweise zerstreuen und dann die Vegetation weniger stören. Nach Abschluß des Eisganges auf den Flüssen treffen die viel zahlreicheren Schwärme der noch nicht geschlechtsreifen Tiere ein, durch die die Vegetation der Seeufer wie mit der Schere abrasiert wird. Auch wenn die Vögel sich vor dem Abflug sammeln, fressen sie die Blütenknospen ab, so daß auf diesen Flächen die Blüte im nächsten Jahr ganz ausfällt.

Eine geringere Störung der Vegetation verur-

sacht das Schneehuhn (*Lagopus* spp.) und die anderen Vogelarten. Alle Nist- und Sammelplätze der Vögel werden stark gedüngt. Dies ist an den sich ansiedelnden nitrophilen Pflanzenarten zu erkennen, wie *Rhodiola arctica, Stellaria humifusa* oder *Polemonium, Erysimum, Myosotis, Draba, Papaver* u. a.

Ein besonders wichtiges Tier der Tundra ist das Ren *(Rangifer tarandus)*, das meist im Winter die Tundra verläßt, weil die harte Schneedecke die Nahrungsbeschaffung erschwert, aber einzelne Gruppen können im gebirgigen Gelände mit aperen Flächen durchhalten und sich von den Flechten ernähren. Die Zahl der wilden Rene nimmt zugunsten der domestizierten immer mehr ab. TIKHOMIROV (1959), dem wir obige Angaben über das Tierleben entnahmen, gibt folgende Zahlen für die Rene pro 100 km^2 in der eurasiatischen Tundra an:

	wilde	domestizierte	insgesamt
Nord-Taimyr	36	7,4	43,4
Nord-Yakutien	28,6	10,8	39,4
Nord-Europa	0,4	72,2	72,6
Chukchen-Halbinsel	0,1	67,7	67,8

Im Sommer weiden die Rene zerstreut und beeinflussen die Pflanzendecke kaum. Nur im Herbst, wenn sie sich zu Herden von Hunderten, ja Tausenden sammeln, macht sich der Tritt, vor allem auf den Wanderwegen bemerkbar. Die Beweidung ist für die Minderung der Flechten und Zwergsträucher verantwortlich und führt zur Ausbildung von Rasengesellschaften mit *Deschampsia arctica, D. caespitosa* sowie *Poa alpigena* und *P. pratensis*. Die Waldgrenze wird durch Rene ebenfalls zurückgedrängt, denn sie schädigen den Baumnachwuchs durch Schälen und Fegen.

Die Raubtiere sind nur von indirekter Bedeutung. Der Polarfuchs vermehrt sich beim Ansteigen der Zahl von Lemmingen stark und wird seltener, wenn es nur wenige Lemminge gibt. Der Boden um einen Fuchsbau wird besonders stark gedüngt und trägt eine üppige Wiesenvegetation oder ist ganz von *Artemisia tilesia* und *Cerastium maxium* bedeckt. Die Wirkung der anderen Raubtiere ist kaum merklich.

Eine wichtige Anpassung der Warmblüter ist die Herabsetzung der Temperatur von weniger geschützten Körperteilen durch Drosselung der Durchblutung, wodurch geringere Wärmeverluste eintreten (beim Ren Körpertemperatur 38° C, Schnauze 20°, Beine 9° bei einer Lufttemperatur von –31° C; bei der Möve Körpertemperatur 38°, Füße 7°, Zehen 0–5°, Luft –16° C).

Für die große Zahl der kleineren Vögel im Sommer sind die Mückenschwärme *(Aëdes)* eine wichtige Nahrungsquelle. Die Mückenlarven entwickeln sich in den zahllosen Wasserlachen; die Weibchen der Mücken finden das benötigte Blut zur Eireifung bei Lemmingen und anderen Warmblütern. Rentiere werden auch von Bremsen und Dasselfliegen *(Oedemagena, Cephenomyia)* geplagt. Auch bei Arthropoden sind Anpassungen an das Klima notwendig: Spinnen und Insekten brauchen 2 Sommer für eine Generation, Nachtfalter sind zu Tagfaltern geworden. Die häufigsten Insekten sind die sich schnell entwickelnden Dipteren. Sie und Hummeln sind die wichtigsten Blütenbesucher. Den Hummeln fehlt die Kaste der Arbeiterinnen (aus TISCHLER 1984).

Auf die Beziehungen zwischen der Vegetation und den Konsumenten der Arktis geht REMMERT (1980) ein. Er erwähnt die periodische massenhafte Vermehrung des Schmetterlings *Oporinia autumnata*, dessen Raupen die Birkenbestände im ozeanischen Gebiet fast völlig vernichten können. Doch bilden sich durch die mechanische Beschädigung der Birkenblätter giftige Substanzen, die im folgenden Jahr zum Zusammenbruch der Epidemie führen.

Dazu machen CALLAGHAN und EMANUELSSON (1985) genauere Angaben: Die Zusammensetzung der *Betula tortuosa*-Bestände in der Waldtundra bei Abisko (N-Schweden) ist unter dem Einfluß verschiedener Konsumenten dauernden Fluktuationen unterworfen.

Die Hauptphytophagen in diesem Falle sind:

1. die Raupen der Motten *Oporinia autumnata* und *Operophthera brummata*, die alle 40–150 Jahre epidemisch auftreten und auf großen Flächen die Birken entblättern. Bei geringeren Schäden können diese jedoch durch Stockausschläge der Birken wieder rasch ausgeglichen werden.

2. die Nager *Cletrynomys ruficans*, deren Populationen etwa alle 4–5 Jahre ein Maximum aufweisen, und *Lemmus lemmus*. Sie beeinflussen vor allem die Zwergstrauchschicht.

3. die Rentiere, die ziemlich gleichmäßig die mit Flechten bedeckten Flächen beweiden und sie in einem bestimmten Gleichgewicht erhalten.

Man kann zwei extreme Stadien der Fluktuation erkennen: Ein *Betula-Empetrum* reiches, auf das jeweils ⅓ der Fläche entfallen, während das letzte Drittel zur Hälfte von Zwergsträucher, wie *Empetrum, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* bedeckt wird und der Rest auf andere Arten (*Lycopodium annotinum, Linnaea borealis, Calamagrostis lapponica* u. a.) sowie Flechten entfällt.

Nach einer sehr schweren Raupenepidemie werden die Birken bis auf einen kleinen Rest dezimiert, die Zwergsträucher bedecken dann nur die Hälfte der Fläche; die nackten Felsflächen treten stärker hervor und *Deschampsia flexuosa* sowie *Linnaea* breiten sich aus. Je nach der Beanspruchung durch die Rentiere werden die Flechten reduziert oder sie breiten sich aus.

Auch der Anteil der Zwergsträucher schwankt; denn *Empetrum* wird durch die Nager stärker geschädigt, was die *Vaccinium*-Arten begünstigt. Es zeigt sich, daß vor allem die *Vaccinium*-Arten durch ihre unterirdischen Ausläufer ziemlich rasch wandern.

Durch warmblütige Herbivoren wird ein großer Teil des Pflanzenmaterials gefressen und rascher abgebaut, wodurch z. B. der Kreislauf des Phosphors eine Beschleunigung erfährt, so daß eine Art Phosphordüngung auftritt. Man konnte deshalb feststellen, daß zwischen der Menge der Lemminge und dem Phosphorgehalt der Pflanzen eine enge Korrelation besteht. Wir hatten ja in Band 1, p. 43 darauf hingewiesen, daß die Beweidung durch Tiere die pflanzliche Produktion nicht selten erhöht.

Die Moschusochsen *(Ovibos moschatus)*, aber auch das Rentier und Karibu *(Rangifer)* vertragen das kontinentale Klima mit der trokkenen Kälte besser als das ozeanische. Die Rentierhaltung auf Island mißlang.

Mit der Nahrungsaufnahme der Rentiere beschäftigt sich WARTENBERG (1982), allerdings nicht in der Arktis, sondern im Mittel-Skandinavischen Gebirge (westlich von Ostersund). Sehr wichtig ist die Nahrungsaufnahme im Frühjahr, während der Kalbungszeit, dann, wenn die Pflanzen nach dem Ausapern rasch austreiben und die jungen Sproße einen hohen Proteingehalt besitzen (insbesondere *Menyanthes trifoliata*). Der Masse nach überwiegt *Eriophorum vaginatum*, daneben *E. angustifolium*, ferner kommen dazu *Rubus chamaemorus, Scirpus caespitosus* und *Comarum palustre*. Später spielen *Carex bigelowii* und *Juncus trifidus* eine Rolle. Es werden durch die Tiere auch die Rhizome ausgegraben und gefressen. Mit der Ausaperung wandern die Tiere hangaufwärts.

Im Winter fressen die Tiere wohl weniger; vor allem die Flechten an Nadelbäumen sind dann die Hauptnahrung.

9.5 Die Destruenten

Die Untersuchungen der Streuproduktion und deren Abbau durch die verschiedenen Bodenorganismen ist im Rahmen des IBP-Tundrabioms in Angriff genommen, doch liegen die genauen Ergebnisse noch nicht vor.

Bei der sauren Reaktion der Humusschicht überwiegen beim Abbau die Pilze und die Bakterien treten zurück. Unter den Basidiomyceten bilden viele eine ektotrophe Mykorrhiza mit *Betula*- und allen *Salix*-Arten. Eine Mykorrhiza besitzen ebenfalls alle Ericaceen, sie wurde auch bei *Dryas* und einer Reihe von krautigen Arten beobachtet.

Unter den tierischen Saprophyten des Bodens sind zu nennen: Collembolen, Oribatiden, Tipulidenlarven, Enchytraeiden und Amöben, in der Wiesentundra auch Regenwürmer, wie *Eisenia nordenskiöldi* (TISCHLER 1984).

Stickstoffbindung wurde bei den Wurzelknollen von *Alnus*, aber auch bei *Dryas punctata* nachgewiesen.

9.6 Ökosystemforschung

Besonders allseitig und planmäßig wurde seit 1969 das riesige zusammenhängende Tundra-Gebiet der Taimyr-Halbinsel untersucht. Da diese Arbeiten nur in russischer Sprache veröffentlicht wurden, wollen wir sie genauer besprechen (ALEKSANDROVA und MATVEYEVA 1979, mit vielen Mitarbeitern für die einzelnen Spezialgebiete).

Nur auf der Taimyr-Halbinsel findet man die ungestörte Abfolge von der Waldtundra über die verschiedenen Subzonobiome der Tundra bis in die Polare Wüste. Wir verstehen unter der Arktis das ganze Zonobiom IX. Aber von Geographen wird die Arktis oft enger gefaßt und daneben eine Subarktis und Hypoarktis unterschieden. Auch unter «Tundra» versteht man oft nicht die ganze Arktis im weiteren Sinne, sondern trennt den nördlichsten Teil als «Polare Wüste» ab. In der oben genannten Arbeit wird folgende Gliederung vorgenommen:

Polare Wüsten
Arktische Tundren
Typische Tundren
Südliche Tundren
Waldtundra
Nördliche Taiga.

Wir wollen unter «Arktis» die baumfreien Gebiete und als «Subarktis» das Zono-Ökoton der Waldtundra verstehen, wobei die subarktischen floristischen Geoelemente über diese hinaus bis zur Taiga-Zone einerseits und andererseits in die südliche Tundra übergreifen.

Die «Arktische» Tundra sollte man besser als «Nördliche» Tundra bezeichnen, weil alle Tundren zur Arktis gehören. Ob eine Dreigliederung der Tundren *mit einer typischen Tundra* sich überall durchführen läßt, erscheint fraglich zu sein. Auch die Bezeichnung «Polare Wüste» ist nicht zweckmäßig, da diese auf der Südhemisphäre von der auf der Nordhemisphäre sich sehr stark unterscheidet.

Wir schlagen deshalb folgendes, etwas vereinfachtes ökologisches Schema für die Nordhemisphäre vor:

Zonobiom IX der Arktis 3 Subzonobiome:	 Arktische Wüste Nördliche Tundra Südliche Tundra
Zono-Ökoton (Subarktis):	Waldtundra
Zonobiom VIII der borealen Taiga 3 Subzonobiome:	 Nördliche Taiga Mittlere Taiga Südliche Taiga

Die Gliederung des ZB IX in Subzonobiome tritt besonders deutlich in dem Taimyrgebiet Sibiriens hervor. Dort erstreckt sich die Tundra-Ebene von 70° N bis zum nördlichsten Punkt der nordhemisphärischen Kontinente, dem Kap Chelyuskin (77° 43′ N), über rund 1750 km und wird nur durch den Byrranga-Gebirgsrücken unterbrochen. Es läßt sich deshalb nördlich vom Zono-Ökoton VIII eine genauere Untergliederung durchführen in: Waldtundra (I), die Subzonobiome der Südlichen Tundra (II), der Typischen Tundra (III), der Nördlichen Tundra (IV) und der Arktischen Wüste (V), die auf Abb. 9.6.1 dargestellt wurde.

Die südliche Grenze der Typischen Tundra entspricht hier der Juli-Isotherme von 10°–11 °C, ihre nördliche der von 4°–5 °C, während

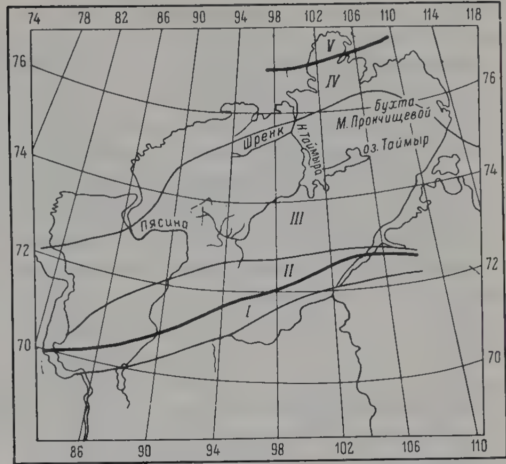


Abb. 9.6.1: Zonale Gliederung der Taimyr-Halbinsel (nach Aleksandrova und Matveyeva 1979): I Waldtundra, II Südliche Tundra, III Typische Tundra (mit dem See Taimyr, der durch den Fluß Taimyr nach Norden entwässert wird), IV Nördliche Tundra (im Osten mit der Marienbucht = Bukhta Marii Pronchishshewoy), V Arktische Wüste.

nördlich der 2° Juli-Isotherme die Arktische Wüste beginnt.

Für diese Gliederung werden die Ökosysteme auf den Eu-Klimatopen herangezogen, denn es ist eine integrale Betrachtungsweise notwendig unter Berücksichtigung des Klimas, der Böden, der Vegetation und der Tierwelt.

9.6.1 Subzonobiom der Südlichen Tundra

Diese bildet eine schmale, etwa 100–150 km breite Zone. In den Flußtälern kommen noch niedrigwüchsige Bäume von *Larix sibirica* extrazonal vor; deshalb könnte man diese Zone noch zur Waldtundra rechnen. Aber die zonale Vegetation auf den Eu-Klimatopen der Wasserscheiden besteht nur aus Sträuchern und zwar aus 1–2 m hoher *Alnaster (Alnus) fruticosa*, 0,5–0,8 m hoher *Salix lanata*, wenig niedrigerer *Betula nana* und den kleinen *Salix reptans* sowie *S. pulchra*. Nach Norden verschwinden diese Arten in der genannten Reihenfolge mit *Alnaster* beginnend von den Eu-Klimatopen und kommen nur noch extrazonal in den Tälern vor. In der unteren Schicht der zonalen Vegetation sind subarktische Zwergsträucher sehr verbreitet (*Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea*, 5–20 cm hohe *Ledum decumbens, Rubus chamaemorus, Empetrum nigrum, Arctous alpina*).

Von der gesamten Flora entfallen 20% auf boreale Elemente, während es in der Typischen Tundra nur 10% sind.

Auch die Fauna ist vor allem durch polyzonale Arten gekennzeichnet, wie die Vogelarten *Phylloscopus trochilus, Ph. suecica, Motacilla flava, Turdus iliaceus*. In der typischen Tundra fehlen diese Vögel. Dasselbe gilt auch für die Raubvögel *Asio flammeus* und *Aesalon columbarius*. Nur in dieser Zone kommen die sehr zahlreichen Entenvögel (*Anas acuta, A. crecca, A. formosa, A. penelope* u. a.) vor. Dagegen überwiegen unter den Insekten boreale und multizonale Elemente.

Die Nordgrenze der niedrigen Sträucher ist zugleich die nördliche Verbreitungsgrenze vieler Tierarten. Die Vegetationsdecke zeigt oft eine Mosaikstruktur, die durch die vielen Frostbuckel gesteigert wird. Auf den ½ bis 1 m hohen Buckeln wachsen Zwergsträucher mit einer Moosdecke, in den nassen Senken zwischen den Buckeln eine Moorvegetation mit *Eriophorum* spp. und *Carex* spp. Auf den flachen Wasserscheiden herrscht eine Fleckentundra vor; die Bachläufe werden von Weidengebüsch begleitet. Sehr blütenreich sind die Südhänge (*Myosotis, Dianthus, Valeriana, Hedysarum, Campanula, Thymus, Potentilla* u. a. m.). Wir wiesen bereits darauf hin, daß die Zwergstrauchvegetation in der südlichen Tundra als ein Relikt aus der postglazialen Wärmezeit zu betrachten ist, als die Waldvegetation sehr viel weiter nach Norden reichte (vgl. p. 487–488).

9.6.2 Subzonobiom der Typischen Tundra

Auf Taimyr ist sie 300–350 km breit. Im mittleren Teil erstreckt sich von West nach Ost der Byrranga-Bergrücken und bildet ein niedriges Orobiom. Die zonale Vegetation ist noch geschlossen, aber die für die südliche Tundra typischen Sträucher mit der entsprechenden Fauna kommen hier nur extrazonal an Südhängen vor. Die Flora und Fauna setzt sich vor allem aus typischen Tundren-Elementen zusammen. Es herrscht die Moostundra vor mit der dominanten *Carex ensifolia*. Beigemischt sind arktische und arktisch-alpine Zwergsträucher (*Salix reptans, Dryas punctata, Cassiope tetragona*), aber auch Elemente der nördlichen Tundra (*Cochlearia arctica, C. groenlandica, Saxifraga caespitosa, S. oppositifolia* u. a.). Die 5 cm dicke Moosdecke verzögert einerseits die Erwärmung des Bodens im Sommer und das Auftauen des Permafrostbodens, andererseits verhindert sie aber auch das Auftreten der Thermokarsterscheinungen und wirkt auf die Pflanzendecke stabilisierend. Die wichtigsten Moosarten sind: *Hypnum splendens* var. *alascanum, Aulacomnium turgidum, Tomenthypnum nitens, Ptilium ciliare* u. a.

Diese Moosschicht speichert die Feuchtigkeit und beherbergt eine reiche Kleintierlebewelt, wie Collembolen, Oribatiden, Spinnentiere, Staphyliniden und andere Käfer usw.

Die Hauptmasse dieser Tiere findet man unter der Moosschicht auf der Oberfläche der darunter liegenden Torfschicht. Es sind hier Regenwürmer (*Eisenia nordenskioldi*), Enchytraeiden und verschiedene Insektenlarven festgestellt worden, aber ihre Frischmasse übersteigt 7–10 $g \cdot m^{-2}$ nicht. Man spricht von einem «Hemi-Edaphon».

Der verbreitetste Typus der Vegetationsdekke sind die *Dryas punctata* – Moosgemeinschaften. Anstelle von *Dryas* kommen auch *Cassiope tetragona, Vaccinium vitis-idaea, Pyrola grandiflora* oder *Eriophorum vaginatum* vor. Die Pflanzendecke besitzt entsprechend dem Nano-Relief (bultig infolge von Frostbodenerscheinungen) wiederum eine ausgeprägte Mosaikstruktur. An nassen Stellen dominieren *Carex stans* mit *Eriophorum angustifolium*, auf stark vernäßten neben *Carex stans* auch die Gräser *Arctophila fulva* sowie *Dupontia fischeri*, dazu *Eriophorum scheuchzeri* u. a.

An im Winter schneefreien Stellen fehlt die Moosdecke und es bilden sich Polygonböden. Hier herrschen *Dryas* und *Cassiope* vor. In dieser niedrigen Zwergstrauchschicht findet man ferner *Koeleria asiatica, Festuca brachyphylla, Oxytropis middendorfii, O. nigrescens, Pedicularis dasyantha, P. oederi, Saussurea tilesii* u. a. An warmen Südhängen kommen bis zu 100 Arten vor. Der Boden erwärmt sich an solchen Stellen bis in größere Tiefen. Die Fauna ist reicher an Phytophagen.

9.6.3 Subzonobiom der Nördlichen Tundra

Dieses bildet schon den Übergang zum Subzonobiom der Arktischen Wüste mit einer fast fehlenden Vegetation. Schon in der Nördlichen Tundra macht sich der nackte Boden immer mehr bemerkbar. Die Fauna konzentriert sich in der Nähe der Bodenoberfläche und im unteren Teil der Moospolster.

Folgende Tabelle 9.2 zeigt die Verteilung der Zoomassen in den verschiedenen Gemeinschaften der 3 Tundren-Subzonen der Taimyr-Halbinsel:

Tab. 9.2: Zoomasse in g Frischmasse · m^{-2}

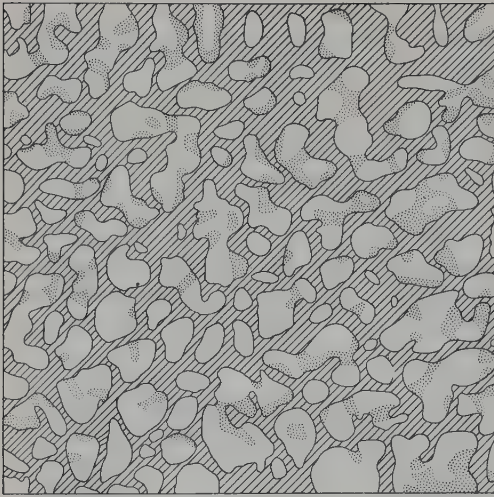
Subzonobiom	Nackter Boden mit Flechten	Moospolster	Moosteppich	Wiesen
Nördliche Tundra	14	20	–	29
Typische Tundra	12	10	7	100
Südliche Tundra	9	12	15	60

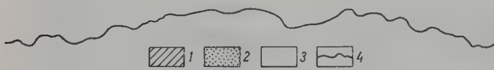


Abb. 9.6.2: Horizontale Aufsicht und vertikale Projektion einer 1 × 2 m-Fläche von der Fleckentundra. 1 nackter Boden, 2 Trockenrisse, 3 Moospolster von *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* und *Tomenthypnum nitens*, 4 Flechten, 5 *Poa alpina*, 6 *Papaver* sp., 7 *Luzula nivalis*, 8 *Saxifraga platysepala*, 9 *S. caespitosa*, 10 *S. nivalis*, 11 *S. polaris* (ganz rechts), 12 *Alopecurus alpinus*. 13 = 5, 14 = 12, 15 = 6, 16 = 9, 17 = 8, 18 = 10, 19 und 20 = 11.

Von der Tierwelt wurden untersucht: die Oribatiden mit 9 Arten, die aber sehr zahlreich sind, und 30 Arten von Collembolen, die zu arktischen Elementen gehören (nur halb so viele wie in der typischen Tundra), wobei polyzonale Elemente ganz fehlen. Unter den Mikroorganismen sind Mycobacterien und Pro-Actinomyceten sehr verbreitet, aber auch Amoeben und Chlorophyta, während die Cyanophyta und Diatomeen seltener sind als in der Arktischen Wüste, weil die Böden trockener sind. Pilze spielen eine geringe Rolle.

Die nördliche Tundra geht im Taimyr-Gebiet direkt in die Arktische Wüste über, in der der nackte Boden 75–90% der gesamten Fläche einnimmt. Hier gewinnen die mikroskopischen Algen als Produzenten ein größeres Gewicht. Die Vegetation im Bereich der Frosthügel besitzt

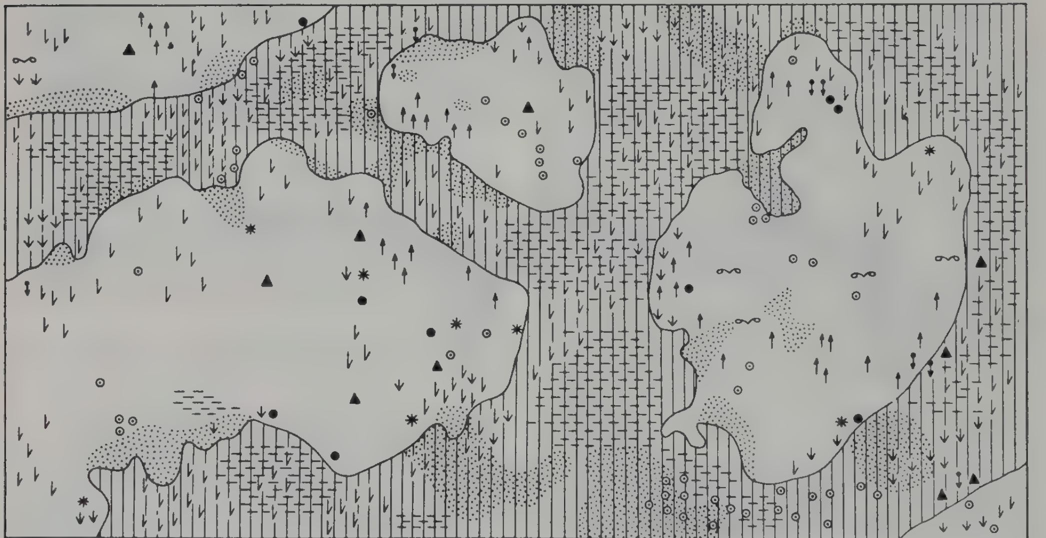




Mosaikstruktur. Einen Eindruck von der Pflanzendecke der Fleckentundra vermitteln die Abb. 9.6.2–9.6.4. Die ständige Abnahme der Vegetationsdecke von Süden nach Norden wird auf Abb. 9.6.5 schematisch dargestellt von der 100% Deckung der zonalen Vegetation der Südlichen Tundrazone bis zu der kaum meßbaren der Arktischen Wüste.

In einzelnen Tabellen wird der geschätzte Anteil in den 3 Subzonen der Tundra und der Arktischen Wüste angegeben 1) für die Familien der Blütenpflanzen, 2) für die wichtigsten Arten der

Abb. 9.6.3: Überblick über die Struktur der Fleckentundra auf etwas erhöhter Wasserscheide (Fläche 10 × 10 m): 1 Flechten-Moos-*Salix*-Mikrobestände in Spalten, 2 Flecken mit beginnender Bewachsung durch Moose, Krustenflechten und einzelnen Blütenpflanzen, 3 nackter Boden der Flecken, 4 Mikrorelief der Fleckentundra.



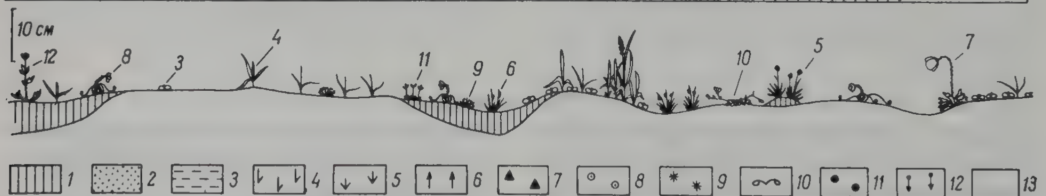


Abb. 9.6.4: Genauere Aufnahme der artenreichen Tundra auf Abb. 9.6.3. Vertikalprofil und Flächenausschnitt 1,5 × 2,5 m): 1 Moospolster aus *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* und *Aulacomnium turgidum*, 2 Flechten (auf Flecken Krusten-, in Spalten Laub- und Strauchflechten), 3 *Salix polaris*, 4 *Poa alpigena* und *Alopecurus alpinus*, 5 *Luzula confusa* und *L. nivalis*, 6 *Juncus biglumis*, 7 *Papaver* sp., 8 *Saxifraga*-Arten (auf Flecken *S. nivalis*, *S. platysepala* und *S. serpyllifolia*, in Spalten *S. caespitosa*), 9 *Minuartia rubella*, 10 *Cerastium bialynickii*, 11 *Draba* spec, 12 *Ranunculus sulphureus*, 13 nackter Boden.

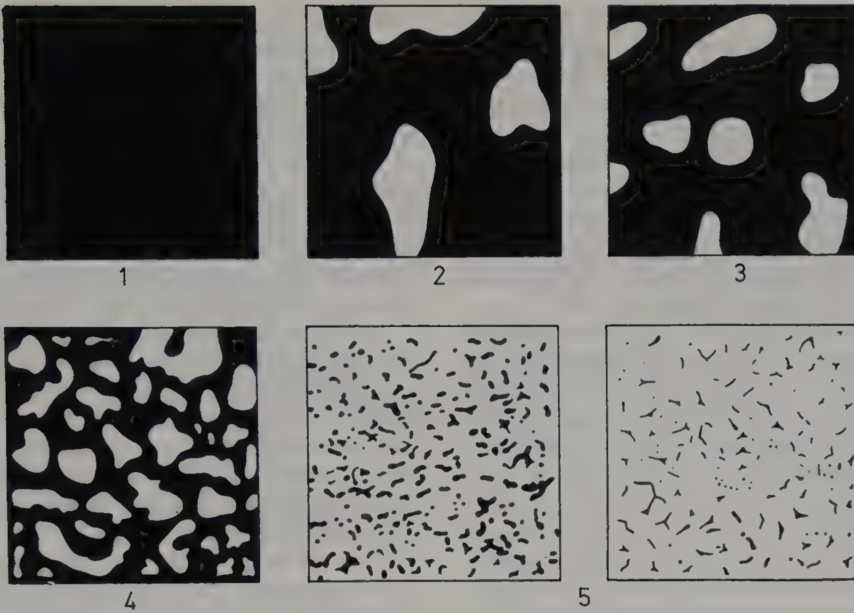


Abb. 9.6.5: Deckungsgrad der zonalen Vegetation der verschiedenen Tundratypen: 1 100% Deckung der Bestände in der typischen südlichsten Tundra, 2 geringere Deckung in der Fleckentundra, 3 der Südlichen Tundra und 4 der Typischen Tundra, 5 Deckung der Polygonböden in der Nördlichen Tundra und 6 in der Arktischen Wüste mit isolierten Polstern oder Einzelpflanzen.

Blütenpflanzen, 3) für die wichtigsten Moosarten und 4) für die wichtigsten Flechtenarten. Wir beschränken uns darauf, aus der Tabelle mit den Arten der Blütenpflanzen die Arten anzuführen, die ihr relatives Verbreitungsmaximum in der Nördlichen Tundra haben:

Salix polaris, Alopecurus alpinus, Luzula nivalis, und *L. confusa, Cerastium bialynickii, Saxifraga hirculus, S. platysepala, S. caespitosa, S. serpyllifolia* und *Novosieversia glacialis.* Von den Moosen und Flechten hat keine Art ihr Verbreitungsmaximum in dieser Zone.

In dieser Nördlichen Tundrazone wurden 1973–1974 einzelne Probeflächen besonders genau untersucht. Sie lagen in der Umgebung der Marien-Bucht (im NE Taimyrs) auf 75° 30′ N. Die mittlere Jahrestemperatur ist dort – 14 °C, die Vegetationszeit dauert maximal 2½ Monate. Nur die Juli- und Augustmittel liegen mit 4,0° und 3,4 °C über Null. Aber auch in diesen Monaten sind Fröste häufig. Die Pflanzen, die nur in 10–15 cm über dem Boden wachsen, sind am Tage einer Temperatur von 5–7 °C und nachts von 1–4 °C ausgesetzt. An sehr sonnigen Tagen können 16 °C erreicht werden. Der Jahresniederschlag beträgt 207 mm, die ziemlich konstante Luftfeuchtigkeit 80–90%, die mittlere Windgeschwindigkeit 2–5 m · sec^{-1}. Die Schneedecke (von Anfang September bis Ende Juni) überschreitet 30 cm nicht. Stellenweise, am Fuße von Steilhängen bleibt der Schnee dauernd liegen. Auch während der Vegetationszeit schneit es nicht selten. Die Bucht ist niemals eisfrei. Vom Boden tauen höchstens die oberen 60 cm auf.

Die Vegetation wurde außerdem noch in einer Ebene in 30–40 m NN untersucht. Die pleistozänen Ablagerungen aus Anlehmen sind in Polygone (0,5–0,8 m) zerlegt. Die Pflanzen füllen hauptsächlich die Spalten zwischen diesen aus. Die Thermokarsterscheinungen führen auf den völlig ebenen Wasserscheiden zur Ausbildung von Senken mit einem Durchmesser von 3–5 m, die verschieden stark vernäßt sind. Die ganze Ebene wird durch flache, vernäßte Bachbette durchzogen, die meist im Sommer abtrocknen. Der Boden in der Mitte ist steinig. Bezeichnend sind Gruppen von zerfurchten Hügeln mit Eiskern (Thermokarst), die am Oberhang der Bäche und an den Meeresufern verbreitet sind. Der Durchmesser an der Basis ist 3–10 m, die Höhe 0,5 bis 3 m, die Form ist flachabgerundet oder zugespitzt konisch. Die Hügel

unterliegen der Bodenerosion. Die flachen Täler zwischen den Hügeln sind 2–3 m (bis 6–10 m) breit, in ihnen bleibt der Schnee länger liegen und sie sind feuchter und lehmiger als die Umgebung.

Die Vegetation wird durch Bodenkriechen über Eis gestört. Diese Bodenbewegung kann Flächen von Tausenden von m^2 ergreifen. 95% der Flora besteht aus circumpolaren arktischen und arktisch-alpinen Elementen. Subarktische Elemente fehlen ebenso wie boreale.

Von 96 Arten wird ihre Verbreitung auf den verschiedenen Biotopen (Wasserscheiden, Hügel und Täler, Bachufer und -bett, Thermokarstsenken, anstehendes Gestein, Bodenkriechflächen, Kiesstrand) angegeben. Weit verbreitet fast auf allen Biotopen sind: *Alopecurus alpinus, Poa alpigena, Luzula nivalis, L. confusa, Salix polaris, Minuartia macrocarpa, Ranunculus sulphureus, Papaver lapponicum* spp. *orientale, P. pulvinatum, P. polare, Novosieversia glacialis.* Die vorherrschenden Familien sind: Salicaceae, Gramineae, Juncaceae, Saxifragaceae und Caryophyllaceae.

An Zwergsträuchern treten lediglich auf: *Salix polaris, S. arctica* und *Dryas punctata.* Zu einer Pflanzengemeinschaft gehören meist weniger als 8–10 Arten.

Die Pflanzendecke ist sehr offen: Die Flächen von nacktem und bewachsenem Boden sind etwa gleich groß. Es überwiegt die Netzstruktur. Die Bedeckung des Bodens einer 1 × 2 m großen Fläche wird in der Originalarbeit gezeigt.

Auf den flachen Ufern der Bäche entwickelt sich eine Moosdecke *(Tomenthypnum, Drepanocladus, Calliergon, Bryum),* die durch Solifluktion gestört werden kann, mit *Oxyria digyna, Ranunculus nivalis, Cardamine bellidifolia* u. a. Völlig anders ist die dichte Vegetation an steilen Südhängen (Abb. 9.6.6), die genauer untersucht wurden (Zahl der Arten: 58).

An felsigen Standorten und steinigen Böden wachsen wiederum andere Arten (Abb. 9.6.7). Wir nennen neben vielen Moos- und Flechtenarten *Dryas punctata, Salix polaris, Novosieviersia glacialis, Pedicularis hirsuta, Lloydia serotina* sowie Gräser und *Luzula* spp.

Auf den kiesigen Meeresstränden findet man nur ganz vereinzelt *Cerastium regelii, Stellaria edwardsii, Papaver* spp. Der salzige Schlammboden der Lagunen wird von einem *Puccinellia phryganodes*-Teppich bedeckt. Weitere Einzelheiten, sowie eine Übersicht der einzelnen Pflanzengemeinschaften sind der Originalarbeit zu entnehmen.

Auch in diesem Gebiet wurden ergänzende Untersuchungen des Ökosystems durchgeführt. Die Bodenmikroflora entwickelt sich im Juli und August viel intensiver als in der polaren Wüste, entsprechend erfolgt auch ein rascherer Abbau der organischen Substanz, darunter auch der Zellulose. An Laubmoosen (Musci) wurden 65 Arten festgestellt, an Lebermoosen (Hepaticae) 46; von *Sphagnum*-Arten wurden nur *S. plathyphyllum* und *S. fimbriatum* gefunden. Unter den 142 Flechtenarten ist die Zahl der multizonalen mit 17,6% höher als in der Arktischen Wüste; man findet sogar subarktisch-montane Arten (9,2%).

Von der Fauna wurden die Oribatiden untersucht (9 Arten, davon 4 typisch arktische). Sie haben alle gut ausgebildete Panzer und sind an



Abb. 9.6.6: Artenreicher Bestand an einem gut dränierten Südhang mit 35 Blütenpflanzenarten mit vorherrschenden *Poa alpigena, Alopecurus alpinus* und *Luzula* ssp. Deckung 90% Jahresproduktion 72 g · m^{-2} · a^{-1}, etwa 2,5 mal höher als bei der zonalen Vegetation.

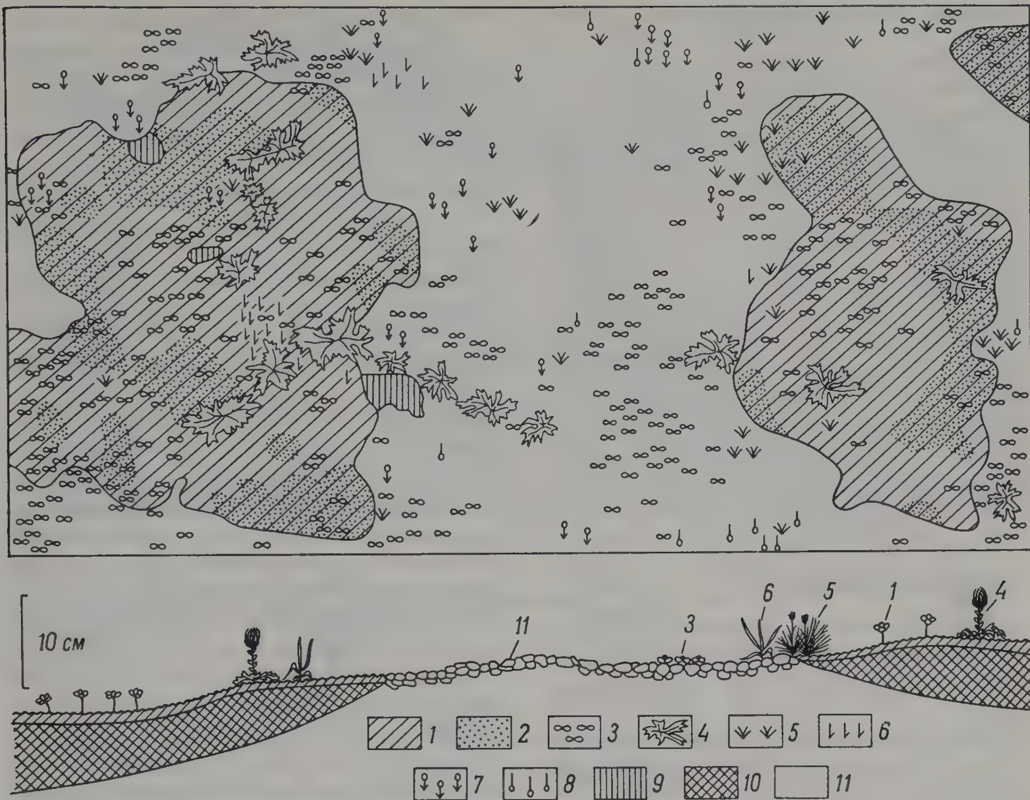


Abb. 9.6.7: Vegetationsverhältnisse auf flachgründigen steinigen, im Winter schneefreien Böden, auf denen es stellenweise unter *Dryas octopetala* zur 10 cm dicken Humusanreicherung kommt (Fläche 1 × 2 m). 1 *Dryas octopetala*, 2 Flechten dazwischen, 3 *Salix polaris*-Zweigspitzen über dem Boden, 4 *Novosieversia glacialis*, 5 *Luzula nivalis*, 6 *Poa arctica*, 7 *Pedicularis hirsuta*, 8 *Lloydia serotina*, 9 Moospolster, 10 torfige Humusmasse unter *Dryas*-Matten, 11 steiniger Boden mit epilithischen Krustenflechten.

Biotope mit nacktem Boden angepaßt. Auch die Collembolen sind meist typische arktische Arten. Ihre Zahl ist nur halb so groß, wie in der typischen Tundra.

9.6.4 Subzonobiom der Arktischen Wüste

Zu dieser gehört der nördlichste Teil der Taimyr-Halbinsel südlich vom Kap Chelyuskin (77° 45′ N), das weit in das Meer hinausragt und fast eine Insel ist. Es wurden 5 Versuchsflächen genauer untersucht. Die Julitemperatur beträgt hier + 1,5 °C und die vom August + 0,8 °C. Das Klima ist noch extremer als auf der Insel Aleksandra (Franz-Josef-Land). Die Solifluktionserscheinungen sind allgemein verbreitet. Eine geschlossene Pflanzendecke fehlt. Die Flora und Fauna ist extrem arm. Die wichtigsten Produzenten sind die Bodenalgen, daneben dominieren die Flechten. Die Hauptmerkmale dieser arktischen Wüsten sind: 1. Eine offene Vegetation und überwiegend nackter Boden, 2. ein sehr langsamer Abbau der Humussubstanzen, aber trotzdem kaum eine Humusanreicherung, 3. die Beschränkung des Lebens auf eine sehr dünne Schicht an der Bodenoberfläche, 4. sehr kleine Organismen, 5. große Artenarmut, 6. minimale Rolle der Blütenpflanzen und deshalb auch der mikrophytophagen Tierarten, 7. Polsterwuchs der Flechten infolge des geringen Streckenwachstums und 8. Fehlen einer extrazonalen Vegetation, weil auch die Pioniervegetation nur in Fragmenten vertreten ist und Pflanzen nur längs der Bodenrisse zwischen den Polygonen auftreten.

Gefunden wurden noch 57 Blütenpflanzen, von denen 27 arktische Elemente sind, 24 arktisch-alpine und nur 6 gehören zu den hocharktischen Elementen.

Die Liste enthält folgende Arten (! = sehr verbreitet):

Alopecurus alpinus!, Arctagrostis latifolia, Deschampsia glauca!, Poa arctica, P. alpigena, P. abbreviata, Dupontia fischeri, Phippsia algida!, Eriophorum scheuchzeri, Carex stans, Juncus biglumis, Luzula confusa, L. nivalis, Salix polaris, S. arctica, S. reptans, Oxyria digyna, Polygonum viviparum, Stellaria edwardsii!, S. ciliatosepala, Cerastium regelii ssp. *regelii!, C. beringianum* ssp. *bialynickii, Minuartia macrocarpa, Gastrolychnis apetala, Caltha arctica, Ranunculus nivalis, R. sulphureus, R. sabinii, Papaver polare!, P. radicatum, Cardamine bellidifolia, Draba subcapitata!, D. oblongata!, D. pauciflora, D. macrocarpa, D. alpina, Cochlearia arctica, C. groenlandica, Saxifraga nivalis, S. tenuis, S. foliosa!, S. hirculus, S. platysepala, S. serpyllifolia, S. cernua!, S. hyperborea!, S. caespitosa, S. oppositifolia!, Potentilla hyparctica, Novosieversia glacialis, Dryas punctata, Androsace triflora, Myosotis asiatica, Eritrichium villosum!, Lagotis minor (= stelleri), Senecio atropurpureus (= frigidus), Saussurea tilesii (= ledebourii).*

Von Moosen sind die Lebermoose (Hepaticae) selten; Laubmoose sind dagegen durch 74 Arten vertreten, von denen folgende häufig sind:

Aulacomnium turgidum, Rhacomitrium lanuginosum, Orthothecium chryseum, Ditrichum flexicaule, Bryum tortifolium.

Von den 125 Flechtenarten sind 16% arktische Elemente, 53,6% arktisch-alpine, 7,2 subarktische, 3% boreale, 16% multizonale und 5% mit ungewisser Verbreitung.

Die wichtigsten Flechtenarten sind:
Cetraria delisei, C. islandica var. polaris, C. cucullata, Thamnolia subuliformis, Stereocaulon rivulorum, Dactylina ramulosa, Parmelia omphalodes.

Folgende Arten haben ihren maximalen relativen Anteil an der Pflanzendecke in der arktischen Wüste:

Blütenpflanzen: *Deschampsia glauca, Phippsia algida, Stellaria ciliatosepala, Cerastium regelii, Saxifraga cernua, S. oppositifolia.*

Moose: *Ditrichum flexicaule, Oncophorus wahlenbergii, Rhacomitrium* sp., *Bryum* sp., *Orthothecium chryseum.*

Flechten: *Sphaerophorus globosus, Psoroma hypnorum, Solorina crocea, Stereocaulon* spp., *Cetraria cucullata, C. delisei, C. islandica* s. l., *Dacrylina ramulosa, Thamnolia vermicularis.*

Die Pflanzendecke ist 2–5 cm hoch, nur die Cetrarien erreichen eine maximale Höhe von 10–15 cm. Eine geschlossene Decke kommt höchstens auf ganz kleinen Flächen vor. Die sehr spärlichen Blütenpflanzen spielen keine Rolle.

Die wichtigsten Pflanzengesellschaften sind:

1. Flechten-Moosgesellschaft auf lehmigen Polygonböden,
2. *Saxifraga*-Flechten-Moosgesellschaft auf Dolomitfelsen mit relativ dichter Vegetationsdecke (Abb. 9.6.8),
3. Flechten-Moosgesellschaft auf Felsböden
4. Flechten-Moosgesellschaft auf lehmigen Böden
5. Moose/Flechten auf solchen, aber feuchten Böden.

Über ihre genaue Zusammensetzung geben ausführliche Tabellen in der Originalarbeit Auskunft.

Die Böden sind oligotroph: Das C : N-Verhältnis ist 10 : 1 bis 15 : 1, somit wird N mineralisiert. Eine Anhäufung von organischer Substanz beginnt erst bei C : N = 20 : 1, findet also in der arktischen Wüste nicht statt. Nitrate werden nicht gebildet. Die Mikroflora wird durch die Flechten und Moose nicht stimuliert; sie ist arm und die Zahl der Bakterien erhöht sich in der warmen Jahreszeit nicht über 10–20mal.

In der Tierwelt dominiert die Mikro- und Meiofauna. Sie besteht vorwiegend aus Mikrophytophagen (Chironomiden, Collembolen, Nematoden), während die Enchytreen Saprophagen sind. Die Hauptnahrung bilden die Bodenalgen, die durch die große Nässe der Böden begünstigt werden. Die tierischen Arten sind vorwiegend polyzonale Elemente, die weit nach Norden vordringen. Außer dem Gebiet um das Kap Chelyuskin gehören zur Arktischen Wüste im Eurosibirischen Raum noch die nördlichste Insel von Spitzbergen (Svalbard), das nördlichste Ende von Novaya Zemlya, alle Inseln vom Franz-Joseph-Land, die Inseln Severnaya Zemlya (Nordland). Dazu kommen in Nordamerika die nördlichsten Inseln und der nördlichste Küstenstreifen von Grönland.

Einen Überblick über die Arktischen Wüsten gibt Aleksandrova (1983). Sie gliedert sie in 3 floristische Biomgruppen: 1) die Barents-See Inseln, 2) die Inseln im Norden Sibiriens, 3) die Nordkanadischen Inseln.

Insgesamt wurden im euroasiatischen Teil bisher 98 Arten von Blütenpflanzen festgestellt. Aleksandrova hatte besonders eingehend die Vegetation auf der Insel Aleksandra-Land (Franz-Josef-Land) untersucht.

Alle diese Inseln gehören zu dem flachen kontinentalen nördlichen Schelfmeer, erheben sich 100–500 m über die Meeresoberfläche (nur das Nordende von Nowaya Zemlya bis 1000 m



Abb. 9.6.8: Vegetationsverhältnisse in der arktischen Wüste auf anstehendem Dolomitschutt (Steine 7 × 10 cm) mit relativ dichter Moosdecke, Flechten und *Saxifraga oppositifolia* (nach MATVEYEVA, aus ALEKSANDROVA und MATVEYEVA 1979). 1 Polygone mit nacktem Gestein, 2 *Thamnolia subuliformis*, 3 tote Moospolster, 4 *Orthothecium chryseum*, 5 Flechten, 6 Moospolster von *Ditrichum flexicaule* und *Distichum capillaceum*, 7 Cyanophyten-Kruste, 8 *Saxifraga oppositifolia*, 9 *Phippsia algida*, 10 *Stellaria edwardsii*, 11 *Cerastium regelii*, 12 *Alopecurus alpinus*, 13 mit torfigem Humus ausgefüllte Spalten unter dichten Moospolstern.

NN, auf Severnaya Zemlya bis 800 m NN). Im Pleistozän lag der Meeresspiegel um 100–200 (500) m tiefer, so daß diese Inselgruppen zum Festland gehörten. Das ganze Gebiet war vereist und die Pflanzen konnten es erst in der Postglazialzeit besiedeln. Die Verhältnisse entsprechen denen auf Kap Chelyuskin, sind aber auf der Alexandraland-Insel etwas weniger kontinental. In der Barents-See macht sich noch der mildernde Einfluß des Golfstroms durch Nebel und eine fast ständige Bewölkung bemerkbar. Der Jahresniederschlag beträgt auf dem Franz-Joseph-Land 300 mm und die Dicke der Schneedecke 40–60 cm, auf Severnaya Zemlya nördlich vom Kap Chelyuskin nur 100–230 mm und die Schneedecke überschreitet 30–40 cm nicht.

Die Wintertemperaturen sind um 10 °C höher als auf dem Kap Chelyuskin. Eine Besonderheit ist der warme Föhn, der vom Gebirge auf Novaya Zemlya weht und zu einer lokalen Erwärmung an der Küste führt. Dieser Föhn wirkt sich insbesondere auf den 2 südlichen Inseln, die zu Severnaya Zemlya gehören, aus. Die Vegetation ist reicher: *Salix polaris* bedeckt größere Flächen, nur hier wurden an Südhängen *Chrysosplenium alternifolium* und *Artemisia borealis* gefunden.

Wir bringen einige Bodentemperaturangaben von der Aleksandraland-Insel (Franz-Josef-Land), vgl. Tabelle 9.3, p. 518.

Sofern das Muttergestein aus feinen Meeressedimenten besteht, bilden sich Polygonböden mit einem Durchmesser von 30–50 cm, an spät ausapernden Stellen kleinere (10–30 cm).

Die Bodenreaktion ist neutral oder schwach sauer. Zu einer Humus- oder Gleybildung

Tab. 9.3: Temperaturmessungen auf der Alexandra-Insel (81½°N)

Bodenart	Datum	Permafrost Tiefe in cm	Lufttemp. °C	Bodentemperaturen in °C unter Flechten	unter Moosen	in cm Tiefe 5	10	15	20	25
Feinerde mit	26. VI	16	−2	3,5	–	3,5	1,5	–	–	–
Steinen gemischt;	30. VI	19	0,6	9,5	7,0	7	4	1,5	–	–
optimale Veget.-	4. VII	25	−0,6	8,5	6,5	5,5	4	1,5	0,5	–
Verhält.	9. VII	28*	5	12	11	8	5	3,5	2	1
	14. VII	32	1,8	8	7,5	6	5	4	2,5	1,5
	21. VII	35	–	–	–	2,5	2,5	1,5	1	0,5
	24. VII	–	3,8	–	–	4	4	3	2,5	1,5
	30. VII	–**	0,9	–	–	1,5	1,1	0,8	0,5	0,3
Lehm. Boden mit	30. VI	24	0,6	8	–	6,5	4	2	–	–
Kies gemischt;	4. VII	26	−0,6	8,5	7	5,5	4	2	0,5	–
typische Veget.	9. VII	28*	5	12,5	10,5	8	5,5	4	3	1,5
	14. VII	34	1,8	6,5	6	6,5	5,5	4	2	1
	21. VII	–	3,1	–	–	2,5	2,5	2	1,5	1
	24. VII	–	3,8	–	–	4,5	4	3,5	3	1,5
	30. VII	–**	0,9	–	–	1,5	1,2	1	0,5	0,3
	20. VIII	39	2,5	6	4	5	4	2,5	2	1,5

* sonniges Wetter.
** Boden gerade wieder aper nach einem Schneefall am Vortag

kommt es nicht (in Kanada und Grönland ist das Muttergestein kalkreich und die Böden sind alkalisch).

Die Schneebedeckung ist infolge von Verwehungen sehr ungleich. Die Vegetation entwikkelt sich nur dort, wo die Schneedecke unter 25 cm bleibt und der Boden am 15.–20. Juni ausapert. Auch auf der Insel Aleksandraland wurde beobachtet, daß die Temperatur an der Bodenoberfläche in den Sommermonaten im Mittel 4–6 °C (maximal 9°) höher ist als die Lufttemperatur. Die Vegetation ist besser entwickelt als am Kap Chelyuskin, aber auch hier stehen die Blütenpflanzen einzeln und bilden keine durchwurzelte Bodenschicht, wie es noch in der nördlichen Tundra der Fall ist. Dagegen bilden Moose und Flechten noch Komplexe. Wir begnügen uns mit einem extremen Beispiel (Abb. 9.6.9).

Von 18 Arten liegen sehr genaue phänologische Beobachtungen vor. Als ein Beispiel bringen wir die Entwicklung von *Papaver polare* an Standorten mit geringer Schneebedeckung auf Schutt- und Kiesböden, auf denen er Rosettengruppen (∅ 3–6 cm) bildet: Die ersten grünen Blätter konnte man am 15. Juni beobachten, die ersten Blütenknospen am 1. Juli, die ersten Blüten am 19. Juli. Anfang August begann die Ausbildung der Kapseln, die sich vereinzelt am 6. September öffneten, in großer Zahl erst am 20. September. Aber es kommt vor, daß Blüten und unreife Früchte vom Schnee bedeckt wurden. Im nächsten Frühjahr sind die Blüten vertrocknet, aber die Früchte reifen aus. Diese Erscheinung, daß für die Samenreife 2 Vegetationszeiten benötigt werden, ist sehr verbreitet, z. B. auch bei *Cerastium alpigena*, aber auch bei dem Gras *Phippsia algida*. Die kleinen Cruciferen schließen ihre Entwicklung in einem Jahr ab. Aber bei *Saxifraga nivalis* überwintern die Blütenknospen mit einem Teil der Blätter. *Saxifraga oppositifolia* blüht hier nicht früh, wie sonst üblich, sondern spät und die Früchte reifen nur in günstigen Jahren. Die Art befindet sich an ihrer Existenzgrenze. Phänologische Aspekte lassen sich in den arktischen Wüsten nicht unterscheiden. Dazu ist die Vegetation zu spärlich. Selbst der schön blühende Mohn fällt nicht auf, weil die Pflanzen klein sind und die Blüten meist nicken. Man befindet sich nahe an der absoluten Vegetationsgrenze.

Kurze Vegetationsbeschreibungen von Spitzbergen im Westen, von Novaya Zemlya zwischen Barents- und Kara-See, von der Kotelny-Insel (nordwestliche größte Insel der Neusibirischen Gruppe) und der Insel Wrangel findet

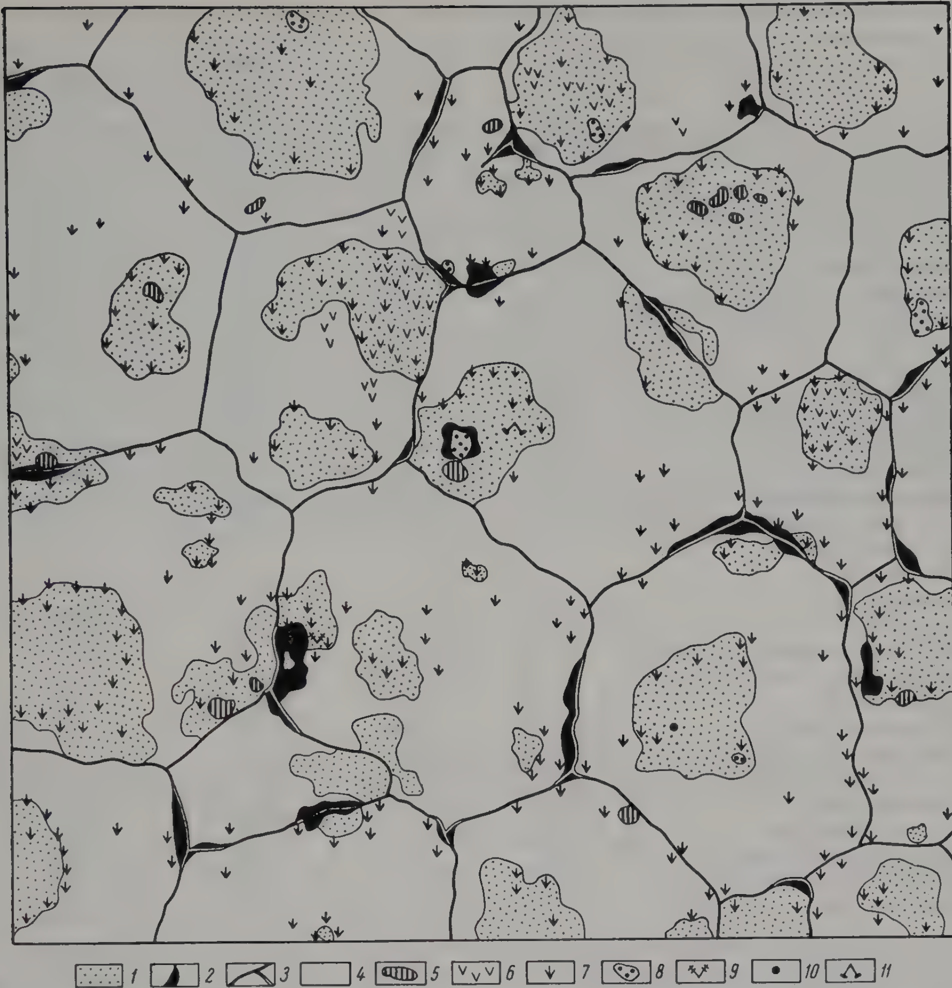


Abb. 9.6.9: Schwach bewachsener Polygonboden auf Aleksandraland-Insel (Fläche 1 m^2, schneefrei Anfang Juli): 1 kleine Krustenflechten mit einzelnen Moosen *(Pohlia, Polytrichum)*, 2 Spalten mit kleinen Moosen, 3 Spalten, 4 nackter Boden, 5 *Stereocaulon rivulorum*-Polster, 6 einzelne *Polytrichum fragile*-Stengelchen, 7 winzige, meist sterile *Phippsia algida*-Stengel, 8 sterile, absterbende *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, 9 *Cerastium arcticum*, 10 *Draba oblongata*, 11 *Cladonia pyxidata* (ALEKSANDROVA 1983).

man bei WALTER (1974) auf S. 25–31, ebenso wie von der Südlichen Tundra und der Waldtundra auf S. 31–42.

9.6.5 Produktivität und Stoffkreislauf im Zonobiom IX Eurosibiriens

Die Dichte der Pflanzendecke nimmt in der arktischen Zone nach Norden immer mehr ab, bis schließlich an der Schnee- und Eisgrenze das Leben ganz aufhört und damit die Produktion an organischer Substanz auf Null sinkt. Wir wollen deshalb in Tabelle 9.4 einige Zahlen aus den weniger extremen Teilen der Arktis anführen, wobei wir auch hier die Nördliche Tundra außerhalb des Vorkommens der Zwergsträucher, die Südliche Tundra und die Waldtundra, unterscheiden.

Aus diesen Zahlen lassen sich einige allgemeine Schlußfolgerungen ziehen: Sowohl die Produktion als auch der Zuwachs an organischer Substanz ebenso wie die gebildete Gesamtstreumenge sind in der Arktis sehr gering. Der Aschengehalt ist ebenfalls sehr gering. Aus diesem Grunde ist auch der Kreislauf der Aschen-

Tab. 9.4: Produktion und Stoffkreislauf in der arktischen Zone (nach RODIN and BAZILEVICH 1965)

		Nördliche Tundra	Südliche Tundra	Waldtundra Piceetum hylocomiosum
Phytomasse	alle Werte in $t \cdot ha^{-1}$	**5,0**	**28,0**	**137,26**
grüne Teile		1,0	3,2	8,86
oberirdische		0,5	1,7	99,23
unterirdische[2]		3,5	23,1	29,17
Primäre Produktion		**1,0**	**2,38**	**5,62**
grüne Teile		0,28	0,95	4,04
oberirdische		0,02	0,03	0,66
unterirdische		0,70	1,40	0,92
Abfall, jährlicher		**0,95**	**2,27**	**5,31**
grüne Teile		0,26	0,90	3,84
oberirdische		0,01	0,02	0,57
unterirdische[2]		0,68	1,35	0,90
Echter Zuwachs		**0,05**	**0,11**	**0,31**
Streuschicht am Boden		**0,35**	**83,0**	n. best.[1]
Asche[3] + Stickstoff (N)	alle Werte in $kg \cdot ha^{-1}$			
in Biomasse		159,0	901,0	1435,0
in grünen Teilen		56,4	110,0	281,0
in oberird. Teilen		8,3	26,0	576,0
jährl. für Primärproduktion benötigte		38,0	111,0	166,0
davon für grüne Teile		18,9	47,0	138,0
im Abfall		37,0	108,0	157,0
verbleiben im Zuwachs		1,0	3,0	9,0
in Streu enthalten		280,0	4200,0	n. best.[1]
im Abfall enthaltener N	alle Werte in $kg \cdot ha^{-1}$	20,0	51,0	79,0
in Laubstreu enthaltener N		8,0	20,0	63,0
im Abfall enthaltene Asche[3]		17,0	57,0	78,0
im Abfall enthaltene Organogene[4]		10,0	37,0	52,0
im Abfall enthaltene Biohalogene[5]		0,7	3,0	n. best.[1]

[1] n. best. = nicht bestimmt
[2] unterirdische = Wurzeln + Rhizome u. a.
[3] Asche = Si, Ca, K, Mg, P, Al, Fe, Mn, S, Na, Cl (als Elemente berechnet)
[4] Organogene = Ca, K, P, S (organisch)
[5] Biohalogene = Na + Cl + S (überschüssige)

elemente und des Stickstoffes wenig intensiv. Immerhin ist der Stickstoffgehalt im Vergleich zu den Aschenelementen sehr hoch. Unter den letzteren herrscht das Kalium und nicht das Calcium vor. Das ist verständlich, weil die chemische Verwitterung in der Arktis sehr langsam verläuft und die Böden stark ausgelaugt und im eurosibirischen Gebiet kalkarm sind. Die Kalkarmut erschwert neben den niedrigen Temperaturen die Bildung von mildem Humus. Die Humifizierung ist vielmehr mit der Bildung von Fulvosäuren verknüpft, wodurch eine Verlagerung der Sesquioxide erleichtert wird. In der Streu reichern sich Kieselsäure und Aluminium an. Die Sorptionskräfte des Bodens sind schwach.

9.7 Die Untergliederung des arktischen ZB IX

Im kalten arktischen Klima macht sich die Verkürzung der Vegetationszeit und die Abnahme der Sommertemperaturen von Süden nach Norden besonders bemerkbar. Deswegen kann man, wenn man als subarktisch nur das Zono-Ökoton der Waldtundra bezeichnet, wie bereits

erwähnt (p. 509), drei Subzonobiome unterscheiden:

a) Die Südliche Tundra mit einer Zwergstrauchvegetation, deren Nordgrenze etwa mit der Julitemperatur von 6 °C zusammenfällt und die in der Postglazialzeit noch vorübergehend bewaldet war.

b) Die Nördliche Tundra mit einer nur geringen Zahl von borealen Florenelementen, aber noch mit einer wenigstens unterirdisch geschlossenen Vegetation. Die Nordgrenze von diesem Subzonobiom entspricht etwa einer Juli-Isotherme von 2 °C.

c) Die arktische Kältewüste (analog der nivalen Stufe der Hochgebirge), in der ein Wettbewerb zwischen den meist einzeln stehenden Pflanzen nicht mehr vorhanden ist.

Eine weitere Untergliederung zeigt die Abb. 9.7.1.

Obgleich die Flora des ZB IX sehr einheitlich ist, so lassen sich auf Grund der verschiedenen Geschichte im Pleistozän doch gewisse Unterschiede der Flora in der Richtung von Westen nach Osten unterscheiden, so daß man eine Reihe geographisch und floristisch charakterisierter Biomgruppen nennen kann, die etwa den Florenprovinzen von Aleksandrova (1977) entsprechen (Abb. 9.7.2).

1. Die ozeanisch getönte Biomgruppe von Fennoskandien mit der Halbinsel Kola nördlich von der durch *Betula tortuosa* gebildeten Baumgrenze.
2. Die osteuropäisch-westsibirische Biomgruppe mit einem kontinentalen Klima bis etwa zum Yenissey nördlich der Baumgrenze mit *Picea obovata* bzw. *Larix sibirica*. In der Zwergstrauchtundra nimmt die kniehohe *Betula nana* oft riesige Flächen ein (Abb. 9.7.3).

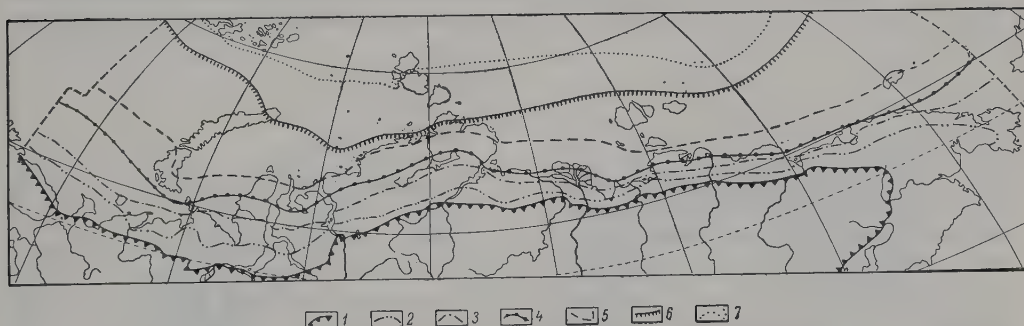


Abb. 9.7.1: Untergliederung der gesamten euro-sibirischen Tundra (nach Aleksandrova 1977). Südgrenzen: 1 der Südlichen Tundra, 2 der Typischen Tundra (südlicher Teil), 3 dasselbe (nördlicher Teil), 4 der Nördlichen Tundra (südlicher Teil), 5 dasselbe (nördlicher Teil), 6 der Arktischen Wüste (südlicher Teil), 7 dasselbe (nördlicher Teil).



Abb. 9.7.2: Floristische Biomgruppen der euro-westsibirischen Tundren (nach Aleksandrova 1977). 1 Grenzen der Hauptgruppen, 2 Grenzen der Untergruppen, 3 Kola-Biomgruppe, 4 Osteuropäische, 5 Uralo-Paykhotische und 6 Yamalo-Westtaimyrische.



Abb. 9.7.3: Zwergbirkentundra in der Großen Samoyedentundra (westl. vom Polaren Ural). Dominant *Betula nana*, Halme von den Gräsern *Calamagrostis* und *Festuca*, Strauch rechts vorne von *Salix glauca* (Foto R. Pohle).

3. Die ostsibirische Biomgruppe bis etwa zur Kolyma-Mündung. Die *Betula nana* wird von der niedrigeren *Betula exilis* abgelöst. In diesem extrem kontinentalen Klimagebiet bildet *Larix dahurica* die Baumgrenze und die niederliegende als *L. gmelini* bezeichnete Form geht sehr weit nach Norden. An Stelle von *Dryas octopetala* kommt *D. punctata* vor.
4. Biomgruppe der Chukchen-Halbinsel mit Westalaska (also auf Nordamerika übergreifend), die im Pleistozän niemals ganz vereist war. Hier haben sich Relikte der arktischen Steppen aus den Glazialzeiten des Pleistozän erhalten, wie *Carex duriuscula, Helictotrichon krylovii* u. a. Typisch für die Tundra ist die bültenbildende *Carex lugens*. An der Baumgrenze machen sich hier in der Nähe des Meeres Laubhölzer bemerkbar, wie *Populus suaveolens, Chosenia arbutifolia* und *Larix cajanderi*. In der Zwergstrauchtundra tritt *Betula cajanderi* auf. Da zwischen der Chukchen-Halbinsel und Westalaska lange Zeit eine Landverbindung bestand, ist die Flora sehr ähnlich, vor allem auch die *Carex lugens*-Bülten und auch solche mit *Eriophorum vaginatum*. Aber es kommen bereits amerikanische Arten hinzu: *Betula glandulosa, Calamagrostis canadensis, Dryas integrifolia* u. a.

   In Nordamerika (vgl. Bd. 4) lassen sich noch unterscheiden:
5. Kanadische Biomgruppe von der Mackenzie-Mündung bis zum atlantischen Ozean. Die Baumgrenze zur Tundra bilden *Picea glauca, P. mariana, Larix laricina,* aber auch *Populus balsamifera* und *P. tremuloides*. In der Zwergstrauchtundra findet man als Zwergbirke nur *Betula glandulosa*.
6. Grönländische Biomgruppe, bei der die Vegetation nur auf die Küsten und die Flußtäler beschränkt ist. Westgrönland zeigt stärkere floristische Beziehungen zu Nordamerika. Ostgrönland dagegen zu Europa. Man kann dazu auch Spitzbergen rechnen.

Die hier genannten Biomgruppen sind noch sehr große Einheiten und lassen sich noch weiter unterteilen (vgl. Aleksandrova 1977). Die kalten Arktischen Wüsten sind weniger gegliedert. Man kann sie zu 3 Biomgruppen zusammenfassen:

1. Biomgruppe der Inseln der Barents-See
2. Biomgruppe des Nordsibirischen Raumes
3. Biomgruppe des Nordamerikanischen Raumes (vgl. Bd. 4)

9.8 Orobiome IX im Tundra-Gebiet

Über diese ist nicht viel zu sagen; sie entsprechen den Orobiomen VIII im Nadelwaldgebiet, nur daß die untere Waldstufe fehlt und sie sich aus der Tundra-Stufe erheben.

Die Gebirge auf Spitzbergen, also noch im ozeanischen Gebiet wurden kurz besprochen, die im kontinentalen Gebiet zeichnen sich durch eine Golezstufe (starke Solifluktion: Streifenböden oder Felsblockhalden) aus, die dann in die nivale Stufe mit Firnflächen überleitet. Die spärliche Vegetation nimmt umso mehr ab, je nördlicher das Gebirge liegt.

Als Beispiel bringen wir die beiden Inseln von Novaya Zemlya (70½°–77° N), deren Nordende sich bis 1000 m NN erhebt. Auf der Südinsel unterscheidet ALEKSANDROVA (1956) auf der Vegetationskarte (Abb. 9.8.1) folgende Vegeta-



Abb. 9.8.1: Vegetationskarte von Nowaya Zemlya (71–77° N): 1 Südliche Tundra, 2 Nördliche Tundra, 3 südliche Zone der Arktischen Wüste, 4 nördliche Zone der Arktischen Wüste, 5 Stufe der Arktischen Gebirgstundra, 6 darüber Stufe der Arktischen Gebirgswüste (südliche Ausbildung), 7 dasselbe, nördliche Ausbildung, 8 Gletscher (nach ALEKSANDROVA 1956).



Abb. 9.9.1: Komplizierte Mosaikstruktur der Bulten-Flecken-Tundra, die durch Solifluktion bedingt wird (nach ALEKSANDROVA 1970). Mikrobestände aus: 1 Moosdecke mit *Salix polaris* und *Alopecurus alpina*, 2 (weit schraffiert) Moosdecken mit Flechten und *Ranunculus*-, *Saxifraga*-, *Potentilla*-, *Draba*- und *Papaver*-Arten, 3 Moosdecke mit *Luzula confusa*, 4 kleine Moose und Flechten auf toten Pflanzenteilen, 5 offene Spalten, 6 kaum bewachsene Flächen vorwiegend mit Krustenflechten und vereinzelten Blütenpflanzen, 7 Grenze zwischen den bewachsenen Flächen und den Flecken, 8 Grenzen zwischen den einzelnen Mikrobeständen.

tionsstufen: Südliche und Nördliche Tundra bis 300 m NN, darüber die Gebirgstundra und noch höher die arktische Gebirgswüste. Auf der Nordinsel ist im Süden an der Küste nur ein schmaler Streifen der Nördlichen Tundra ausgebildet, im Norden nur noch die arktische Wüste. Beide gehen etwas höher direkt in die arktische Gebirgswüste nördlicher Prägung über, worauf die Gletscher-Eisflächen beginnen, die den größten Teil der Nordinsel bedecken. Nur in unteren Lagen bei 300 m NN kommen in windgeschützten Lagen Tundrafragmente mit *Salix polaris, Poa arctica, Potentilla emarginata, Cerastium emarginatum, Ranunculus nivalis,* und 2 *Phippsia* spp. vor. Ganz vereinzelt auch *Luzula confusa, Cardamine bellidifolia, Saxifraga nivalis* und *Papaver radicatum* sowie in Vertiefungen *Deschampsia arctica* und *Saxifraga cernua,* sonst nur Flechten und einige winzige Moose.

9.9 Arktische Pedobiome

Die Unterscheidung zwischen der zonalen Vegetation und den Pedobiomen ist in der Arktis nicht leicht. In der südlichen Zwergstrauch-Tundra findet man auf ebenen, aber doch dränierten weiten Flächen viele Zwergstrauchbestände, namentlich von Zwergbirken *(Betula nana),* die man als zonale Vegetation betrachten kann (Abb. 9.7.3). Meist bleibt jedoch nach der Schneeschmelze in ebenen Lagen das Wasser



Abb. 9.9.2: Wurzelsysteme der Nördlichen Tundra-Arten (aus Aleksandrova 1977): 1 unterirdische Teile von *Salix polaris,* 2 dasselbe von *Alopecurus alpinus,* 3 von *Draba pseudopilosa,* 4 von *Potentilla hyparctica,* 5 unbestimmte Wurzeln, 6 Abgrenzung des dichtdurchwurzelten Bodens, 7 Permafrostgrenze im August.

über Permafrost stehen, so daß die Böden den ganzen Sommer hindurch vernäßt sind und man die Vegetation eher zu den Helobiomen rechnen muß, zu denen die Moostundra gehört. Weiter im Norden wird die Fleckentundra zur zonalen Vegetation gerechnet und im schneearmen Gebiet auch die Polygonbodentundra. Betrachtet man auf Abb. 9.9.1 die Fleckentundra, so fällt die komplizierte Mosaikstruktur auf. Trotzdem darf man sie nicht als einen Komplex von Mikrobeständen verschiedener Phytozönosen betrachten, weil man beim Aufgraben des Bodens feststellen kann, daß die Wurzeln z. B. von *Alopecurus alpinus*, von *Potentilla emarginata* in 15–25 cm Tiefe unter den kaum bewachsenen Fleck hineinwachsen, die von *Salix polaris* sogar in einer noch größeren Tiefe (Abb. 9.9.2). Man muß somit das ganze Mosaik als eine Phytozönose betrachten, denn die Wurzelsysteme bilden eine Einheit. Dasselbe gilt für die Polygonboden-Tundra, von der ein Ausschnitt auf Abb. 9.9.3 dargestellt ist. Auch hier ist das Wurzelsystem als zu einer Phytozönose gehörend zu betrachten. Denn die Wurzeln der Pflanzen wachsen unter dem gesamten, 40 cm breiten Polygon durch und in die Wurzelsysteme der Pflanzen auf der anderen Seite hinein. Es zeigt sich, daß die Polygone, nachdem sie sich ausgebildet haben, relativ stabil sind.

Viel dynamischer sind die große Flächen einnehmenden Bültentundren, die von Lemmingen bewohnt werden und dadurch immer wieder eine starke Störung erfahren. Dessen ungeachtet könnte man sie als eine sehr dynamische zonale Vegetation betrachten, die auch durch Wechselfröste in Bewegung gehalten wird. Außer den genannten Flächen findet man aber in der Tundra immer andere Biotope, die größere oder kleinere mosaikartig angeordnete Flächen sind, die man als Pedobiome betrachten muß. Besonders häufig sind feuchte wiesenartige Flächen oder nasse Flächen, also Helobiome bis Hydrobiome mit Cariceten oder Moosbeständen, in Sümpfen mit *Arctophila fulva, Pleuropogon sabinii, Ranunculus pallasii* u. a.

Spät ausapernde Flächen unter Schneeflecken, die im Sommer durch zufließendes Schmelzwasser feucht bleiben, bilden Schnee-

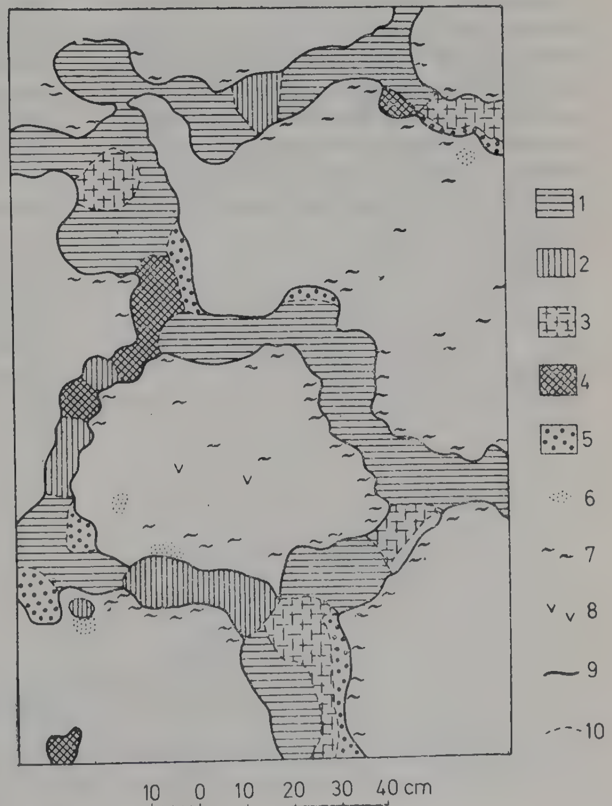


Abb. 9.9.3: Mosaikstruktur einer nur in Spalten bewachsenen Polygonboden-Tundra (ALEKSANDROVA 1970). Mikrobestände: 1 *Deschampsia brevifolia-Festuca brevifolia* mit *Ranunculus* spp., *Saxifraga* spp., *Oxyria digyna* und Moosen, 2 *Luzula confusa, L. nivalis* mit Moosen, 3 *Potentilla emarginata* mit Gräsern und Moosen, 4 Polster von *Rhacomitrium lanuginosum* mit einzelnen Kräutern, 5 *Thamnolia vermicularis* und Krustenflechten mit *Rhacomytrium*, mit *Polytrichum alpinum*, 6 kleine Krustenflechten, 7 einzelne *Saxifraga rivularis*, 8 einzelne *Thamnolia vermicularis*, 9 Grenzen der Flecken, 10 Grenzen der Mikrobestände.

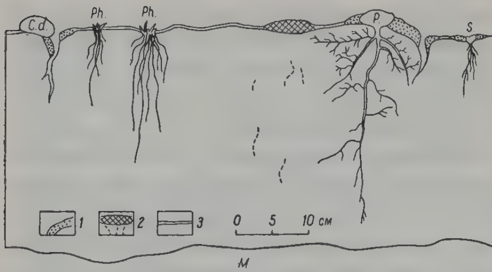


Abb. 9.9.4: Wurzelsysteme der Pflanzen der Arktischen Wüste (Aleksandra-Insel, Franz-Josef-Land), nach ALEKSANDROVA 1977. Cd = *Cetraria delisii*, Ph = *Phippsia algida*, P = *Papaver polare*, S = *Saxifraga hyperborea*, M (unten) = Permafrostgrenze im August. 1 Flechten-Mooskruste mit *Cetraria delisii*, *Ditrichium flexicaule* u. a. an einer Spalte, 2 Reste einer toten *Cerastium regelii*-Pflanze, 3 Kruste aus Krustenflechten (*Pertusaria, Ochrolechia, Collema* u. a.) mit dem Lebermoos *Cephaloziella arctica* u. a.

bodengesellschaften, die um so artenärmer sind, je später sie aper werden. Schließlich bleiben nur *Ranunculus nivalis* und *Polygonum viviparum* mit Moosen übrig.

Nur in der arktischen Wüste nördlich vom 80 °N ist die Vegetation so spärlich, daß die Wurzelsysteme der Pflanzen auf Eu-Klimatopen sich nicht mehr berühren (Abb. 9.9.4).

Am Meeresstrand findet man Halobiome mit *Puccinellia*-Arten. Im Gegensatz dazu stehen trockene Standorte, z. B. Psammobiome auf sandigen Flußterrassen mit Arten, die lange Rhizome besitzen, Lithobiome an steinigen Südhängen, die früh ausapern und mit blühenden Polsterpflanzen an Steingärten erinnern oder solche mit *Dryas*-Beständen und Spaliersträuchern, während flache Felsflächen eine Flechtentundra bilden. Steinhalden, die sich durch Solifluktion in Bewegung befinden, sind oft fast vegetationslos. Die verschiedenen Pedobiome nehmen oft größere Flächen ein als die zonale Vegetation. Wir haben sie bereits besprochen.

9.10 Zono-Ökoton der Firnflächen

Auf diesen gibt es keine höheren Pflanzen, aber sie gehören doch zur Biosphäre, denn Leben ist vorhanden. Es sind die mikroskopischen Algen, die den «red snow» verursachen, auf die wir bereits hinwiesen (p. 123, 459).

Wenn Algen organische Stoffe produzieren, so werden diese durch mikroskopische Destruenten (Pilze und Bakterien) mineralisiert, d. h. es kommt zur Ausbildung eines sehr einfachen Ökosystems mit einem sehr kurzen Stoffkreislauf.

Die für diesen notwendigen mineralischen Nährstoffe werden durch den auf die Firnfläche abgelagerten Staub geliefert. Dort, wo die Schnee- und Eisflächen an zeitweilig offene Meerwasserflächen grenzen, können sich auch Raubtiere einfinden, die sich von Meerestieren ernähren.

Teil 10: Interzonale und multizonale Orobiome Euro-Sibiriens

10.0 Allgemeines

Von den sehr komplizierten Orobiomen des Alpensystems hatten wir den Nordrand der Alpen, den man als Orobiom VI bezeichnen kann, eingehend besprochen. Auf die anderen Teile werden wir im Band IV zurückkommen. Soeben ist, wie bereits erwähnt, eine Betrachtung des gesamten Alpensystems in vorwiegend vegetationskundlicher Hinsicht von OZENDA (1985) in französischer Sprache erschienen; sie wird bereits ins Deutsche übersetzt und vermittelt eine sehr gute Übersicht auch über die benachbarten Gebirge des europäischen Raumes.

Wir gehen hier jedoch nur kurz auf die im Westen weniger bekannten Gebirge der USSR ein, für die monographisch ökologische Bearbeitungen in russischer Sprache vorliegen, die ausführlicher in deutscher Sprache bereits in WALTER (1974) besprochen wurden. Das sind: 1. das Krimgebirge, 2. das Uralgebirge, 3. das Altaigebirge und 4. die Gebirge des Kaukasus.

10.1 Das Krimgebirge

Dieses nimmt den südlichen Teil der Krimhalbinsel ein, die in das Schwarze Meer hineinragt und nur durch einen 6–8 km breiten Landsteg bei Perekop mit dem Festlande in Verbindung steht. Die Halbinsel erstreckt sich von Norden nach Süden über 200 km und von Westen nach Osten bis zur Meerenge von Kertch über 320 km. Nur ein 40–50 km breiter Streifen an der Südostkante ist gebirgig und besteht aus 3 parallel zueinander verlaufenden Gebirgsrücken: Der nördlichste ist nur 320 m hoch, der mittlere 530 m, der südlichste, die Yaila, ist 1542 m hoch und fällt fast senkrecht zum Schwarzen Meer ab. Der schmale Küstenstreifen wird im Winter vor den kalten Winterstürmen aus NE geschützt, hat ein mildes, fast mediterranes Klima und bildet die bekannte russische Riviera mit mediterranen Geoelementen, vor allem auch unter den Orchideen (KNAPP 1985).

Den geologischen Aufbau der Gebirgszüge zeigt schematisch die Abb. 10.1.1.

Die sehr detaillierte farbige Vegetationskarte der gesamten Halbinsel von KLEOPOV (Teil der Ukraine-Karte) wird in Schwarz-Weißausführung auf Abb. 10.1.2 wiedergegeben. Die Niederschläge nehmen durch den Stau der regenbringenden NW-Winde mit der Annäherung zum Gebirge von etwa 200 mm im Norden bis 500 mm am Nordfuß des Gebirges zu. Entsprechend ändert sich die zonale Vegetation auf der ebenen Nordkrim von der Wermut-Halbwüste (Signatur 4, vgl. Abb. 10.1.2), über die trockene Federgrassteppe (Sign. 5), die krautarme Federgrassteppe (Sign. 6), die krautreiche Federgrassteppe (Sign. 7) zu der Wiesensteppe (Sign. 8 u. 9) am Fuß des Gebirges d. h. umgekehrt wie in der Steppenzone auf dem Festland von Norden nach Süden bei abnehmenden Niederschlägen.



Abb. 10.1.1: Schematisches geologisches Profil durch die Krim (aus WALTER 1968): 1 Magmatische Massen, am Südufer Lakkolithe, 2 Obere Trias und Unterer Jura, 3 Mittlerer Jura, 4 Oberer Jura, 5 Untere Kreide, 6 Obere Kreide, 7 Unteres Tertiär, 8 Oberes Tertiär.

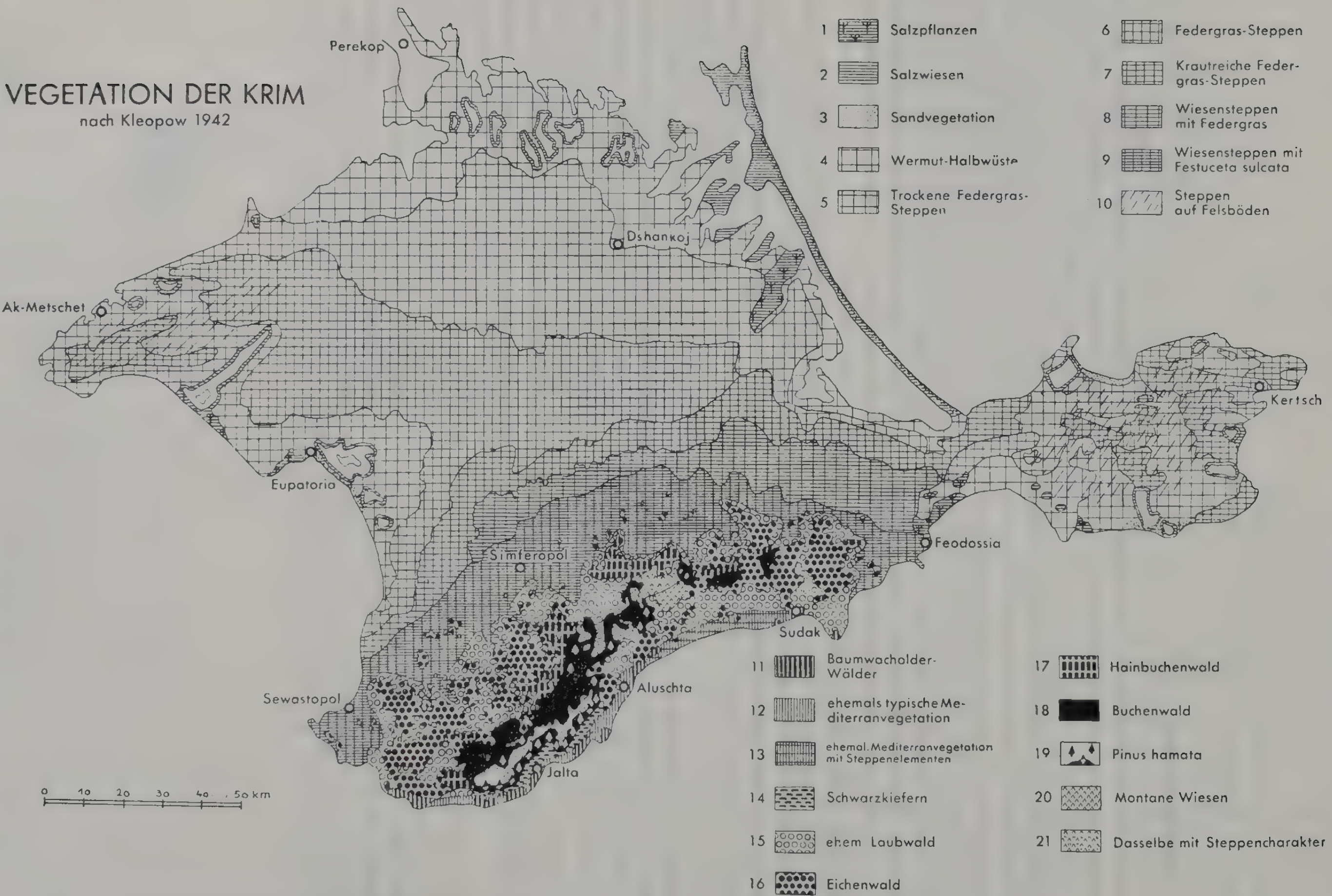


Abb. 10.1.2: Vegetationszonen und Höhenstufen der Krim.

Parallel zu der Vegetation ändern sich auch die klimatischen Bodentypen auf der Nordkrim von den Kastanienerden bis zu den Schwarzerden, die am Fuß des Gebirges als flachgründige Karbonat-Schwarzerden über Kalkgestein ausgebildet sind. Auf den Nordhängen der Gebirgsrücken nehmen die Niederschläge weiter zu und erreichen auf dem höchsten Paß des Yaila-Gebirges Ai-Petri (1257 m NN) über 1000 mm bei einer Jahrestemperatur von etwa 6 °C (Abb. 10.1.4).

Entsprechend sind die Gebirgszüge bewaldet: Der nördliche Gebirgszug mit Eichenmischwald; auf dem mittleren kommt die Hainbuche hinzu; am Nordhang des südlichsten Gebirgszuges mit einer Wolkenstufe im Sommer findet man einen Buchenurwald auf braunen Waldböden (Abb. 10.1.5). Es handelt sich um *Fagus taurica,* eine Zwischenform zwischen der mitteleuropäischen *Fagus sylvatica* und der kaukasischen *Fagus orientalis.*

Die floristische Zusammensetzung dieser Wälder entspricht der von südlichen osteuropäischen Eichen- und Hainbuchenwäldern, nur mischen sich mediterrane Elemente bei, wie neben *Quercus robur* und *Qu. petraea* auch *Qu. pubescens* in der Baumschicht, in der Strauchschicht *Cotinus coggygria, Cornus mas* u. a., in der Krautschicht *Dorycnium herbaceum, Cerinthe minor* u. a.

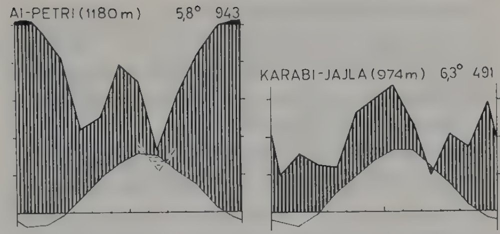


Abb. 10.1.4: Klimadiagramme von der Yayla (Jaila)-Hochfläche (Gebirgssteppe mit Trockenzeit im Spätsommer).



Abb. 10.1.5: Nordhang des Yayla-Gebirges mit Buchenurwald bedeckt.



Abb. 10.1.3: *Artemisia*-reiche Steppe (Halbwüste) der Nordkrim am Faulen Meer (Siwash), dahinter dunkler: leuchtend rote Flächen mit *Salicornia* (Queller), weiß: im Sommer weite Salzflächen (Foto H. Walter).



Abb. 10.1.6: Buchenwald aus der Nähe mit viel *Salvia glutinosa* und dichtem Flechtenbewuchs an den Stämmen (Wolkenstufe im Sommer). Foto H. Walter.

In den Buchenwäldern dominiert *Fagus* absolut, vereinzelt kommen aber auch *Carpinus, Fraxinus, Ulmus* und *Tilia* vor; die Krautschicht entspricht fast ganz der von mitteleuropäischen Buchenwäldern (Abb. 10.1.6).

Auf das Hochplateau der Yayla geht die Buche nicht hinauf (Abb. 10.1.7). Die höchsten Exemplare sind von Wind stark verformte, oft krüppelige Exemplare. Denn im Winter fegen starke und kalte Schneestürme von Norden über die Hochfläche hinweg, die dann als Föhn sich erwärmend am Steilabfall die Küste erreichen.

Die baumfreie Hochfläche selbst wird zum größten Teil von Gebirgssteppen eingenommen, zu einem geringeren Teil, in den feuchten Senken, durch Gebirgswiesen. Pollenanalytisch wurde nachgewiesen, daß im ganzen Postglazial die Yayla-Flächen nicht bewaldet waren. Beim



Abb. 10.1.7: Yayla-Hochfläche mit Gebirgssteppe, in Schluchten oberste Buchenbestände (Foto H. WALTER).

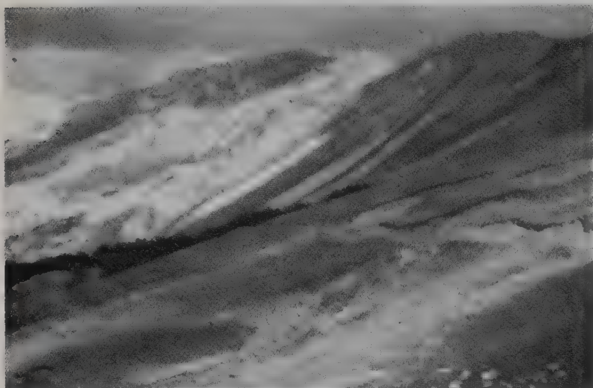


Abb. 10.1.8.: Höchster Gipfel Roman Kosh (1542 m NN) mit Gewitterwolken, Nordhang (Foto H. WALTER).



Abb. 10.1.9: Das Krimsche Edelweiß, *Cerastium biebersteinii* im Grobschutt unterhalb des Gipfels vom Roman Kosh.

Pass Ai-Petri findet man einen *Pinus sylvestris*-Bestand mit der Subspezies *P. hamata,* die als ein Relikt aus der frühen postglazialen Kiefernzeit angesehen wird.

Die wichtigsten Grasarten der Gebirgssteppen sind *Stipa tirsa, Festuca sulcata, Bromus riparius* und *Carex humilis* (Golubev 1978). Es handelt sich wohl auch um Relikte der periglazialen Steppen, wie *Carex humilis* beweist.

Die Fläche ist stark verkarstet mit zahlreichen Karsttrichtern (Dolinen); die Böden über dem anstehenden Jurakalk sind chernozemartige Gebirgsböden.

Die Bezeichnung «Yayla» bedeutet auf türkisch «Sommerweide» (Alm) für Schafe, die seit Jahrhunderten im Sommer von weit her kamen, sogar aus Rumänien. Die gesamte früher beweidete Gebirgsfläche wurde 1914 mit 23 000 ha angegeben, die Zahl der weidenden Schafe mit 125 000 Stück, von denen über 100 000 von weither kamen. Infolgedessen waren die Flächen stark überweidet und zum Teil erodiert, so daß weißer, nackter Karstkalk vorherrschte. Aber während des Zweiten Weltkriegs unterblieb die Beweidung vollkommen und die Flächen hatten sich in krautreiche, blühende Wiesensteppen verwandelt. Die Gesamtzahl der Arten übersteigt 200, wobei unter ihnen die Zahl der für Wiesensteppen typischen Arten überwiegt. Es fehlen dagegen alpine Elemente. Letztere kommen höchstens auf den Schuttflächen und Felsen der höheren Gipfel vor (Abb. 10.1.8). Am bekanntesten ist das Krim-Edelweiß – *Cerastium biebersteinii* (Abb. 10.1.9), das auch stark weiß behaart ist.

10.2 Das Uralgebirge

Dieses ist ein multizonales Gebirge, das sich von etwa 69 °N bis fast 51 °N, also über 2000 km erstreckt, somit sich über die Zonobiome IX bis VII erhebt (vgl. Abb. 10.2.1).

Entsprechend verschieden sind die Höhenstufenfolgen der einzelnen Gebirgsabschnitte. Der nördliche Teil ist der Polar- und Subpolar-Ural – das Orobiom IX der Zwergstrauch- und der Waldtundra; es ist zugleich der höchste Teil (bis 1894 m NN). Es folgt der Nördliche Ural – das Orobiom VIII der Taigazone – sowie der Mittlere Ural, zugleich der niedrigste Teil (mit Höhen um 500–600 m NN). Der Südliche Ural schließlich ist wieder etwas höher. Da das Zonobiom VI der Laubwaldzone in Osteuropa noch vor dem Ural auskeilt, muß man diesen Teil als

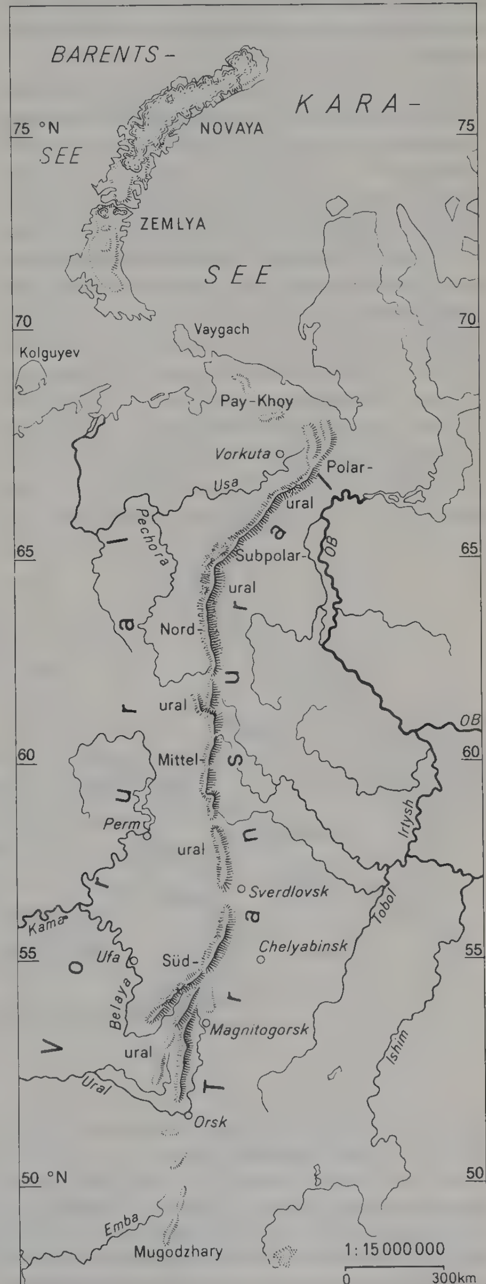


Abb. 10.2.1: Gliederung des Ural-Gebirges in 5 Abschnitte (nach Gorchakovski, aus Walter 1974): Polar-, Subpolar-, Nord-, Mittel- und Südural (Bezeichnungen auf der Karte) = Orobiome IX bis VII.

Orobiom der Waldsteppe, bzw. als Orobiom VII, der Steppe bezeichnen (GORCHAKOVSKI 1966).

Man könnte denken, daß der Ural, der die Grenze zwischen Europa und Asien bildet, zugleich auch eine Klimascheide darstellt; aber dazu ist die relative Erhebung doch zu gering. Zwar erhält der Westhang etwas höhere Niederschläge als der Osthang, das wird jedoch durch die Vegetation nur im südlichsten Teil deutlich angezeigt.

Beim Subpolaren Ural kommt an der Baumgrenze *Betula tortuosa* in einzelnen Gruppen am Westhang vor, am Osthang dagegen mehr die Lärche.

Beim Nördlichen Ural besteht die Waldstufe hauptsächlich aus *Picea obovata; Abies sibirica* und *Pinus sibirica* sind weniger vertreten, während *Pinus sylvestris* nur am trockeneren Osthang auftritt.

Beim Südlichen Ural, der sich über 1000 m NN erhebt (bis 1638 m NN), sind die Höhenstufen sehr abwechslungsreich und auf West- und Ostabdachung deutlich verschieden. Am ersteren findet man bis 600–700 m NN Eichen-Lindenwälder über der Wiesensteppe, die nach oben in Fichten-Tannenwälder übergehen. Die Waldgrenze liegt bei 1000–1100 m NN. Auf der Ostseite dagegen sind die Vorberge noch von Wiesensteppen bedeckt und darüber findet man Kiefernwälder mit Lärchen; die Waldgrenze liegt hier höher bei 1250 m NN. Die südlichsten Gipfel erheben sich nur selten über 650 m NN; die Westhänge sind hier bis 600–700 m NN mit Laubwald bedeckt, auf der Ostseite geht dagegen die Steppe bis 600 m hinauf und darüber findet man eine Gebirgswaldsteppe, die jedoch in den feuchteren Tälern weit hinunter reicht.

Als Beispiel eines Vegetationsprofils am Westhang des Nördlichen Ural bringen wir das Schema auf Abb. 10.2.2.

Eine genaue Gliederung des Uralgebirges mit einer Darstellung des West- und Osthanges in seiner ganzen Länge zeigt die Abb. 279 und 280 bei WALTER (1974 S. 332–333).

10.3 Das Altaigebirge

Man unterscheidet den Sibirischen Altai, den Mongolischen Altai und den Gobi-Altai. Es ist somit ein Gebirgssystem, das sich fast von der Taiga in südöstlicher Richtung bis tief in die Wüste hinzieht. Im NW erhebt es sich noch aus

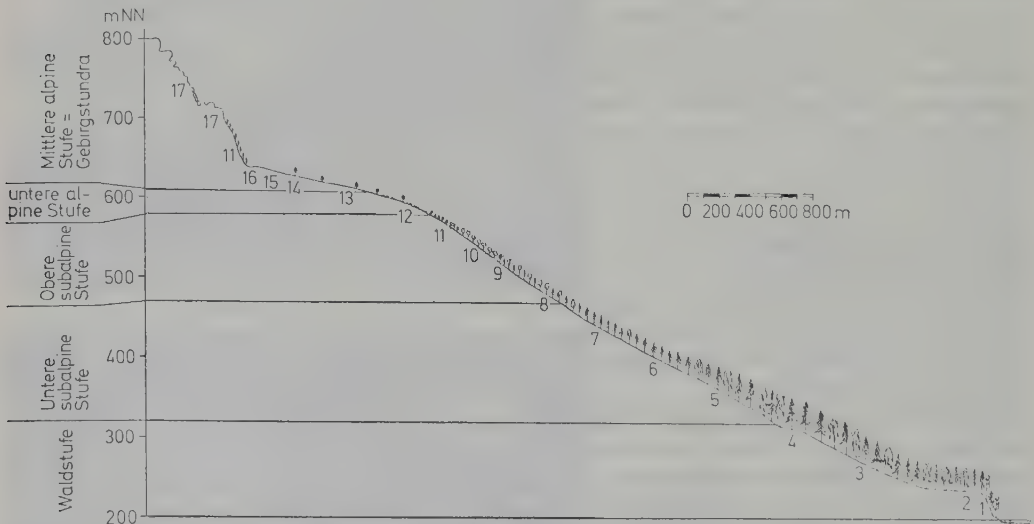


Abb. 10.2.2: Höhenstufenfolge am Westhang des Torre-Porre-Is im Nord-Ural (nach KORCHAGIN). 1 Cembretum myrtillosum, 2 Piceetum myrtillosum, 3 Abietetum dryopteridosum, 4 Piceetum myrtilloso-equisetosum, 5 farnreiches Piceeto-Abietetum, 6 dasselbe mit hohen Farnen, 7 Abietetum dryopteridosum, 8 Betuletum aconito-calamagrostidosum, 9 Betuleto-Piceetum calamagrostido-filipendulosum, 10 Betuletum tortuosae, 11 *Abies*-Krummholz mit *Vaccinium myrtillus*, 12 Juniperetum nanae, 13 Komplexe der Moos- und Flechten-Zwergstrauchtundra, 14 *Calamagrostis-Vaccinium vitis-idaea*-Tundra, 15 Juncetum trifidi-hylocomiosum, 16 Athyrietum am Bach, 17 Moos- und Flechtentundra-Komplexe mit *Empetrum* oder *Vaccinium uliginosum*.

dem Steppengebiet, grenzt an das Becken des Zaisan-Sees und wird durch diesen vom mittelasiatischen Tarbagatai-Gebirge getrennt.

Im NE liegt das Tuwa-Becken zwischen dem Altai und dem Westlichen Sayan-Gebirge, im N leitet das Shoria-Bergland zum Kuznezk-Alatau über, in dessen Bereich man noch die Relikt-Laubwälder mit Linden findet (vgl. p. 31).

Wir beschränken uns zunächst auf den Sibirischen Altai, für den eine Monographie von Kuminova (1960) vorliegt (vgl. Abb. 10.3.1)

Die höchste mit Schnee bedeckte Erhebung ist der Gipfel Belukha (4506 m NN).

Der Altai ist ein altes Faltengebirge, das abgetragen wurde, aber im Spättertiär eine Blockhebung mit vielen Verwerfungen erfuhr, wodurch flache Hochebenen entstanden, die durch die Vereisung im Pleistozän eine gewisse Modellierung erfuhren, die durch die Erosionstätigkeit der Flüsse verstärkt wurde. Zur Zeit gibt es 770 Gletscher mit einer vereisten Fläche von 600 km². Die Schneegrenze verläuft in etwa 2300 m NN im Westen, bis zu 3200 m NN im ariden SE ansteigend. Während der Eiszeit lag sie um etwa 1000–1200 m tiefer. Kare mit Seen und Moränen sind verbreitet; im NE hat der Telezk-See eine Länge von 77,7 km (Fläche 231 km², Tiefe 200 m).

Das Klima wird durch die Lage des Altai fast genau im Zentrum Asiens bestimmt. Die feuchten Luftmassen aus dem Westen bringen dem westlichen Gebirgsteil bis zum Zentrum reichliche Sommerregen, während die Winter schneearm sind. Das Klima ist somit im W etwas ozeanisch getönt, im E dagegen stark kontinental. Der Winter ist lang und rauh, die Sommer-Vegetationszeit (mit Tagesmitteln über 5 °C) dauert 130–190 Tage. Die Temperaturinversion in Sommernächten bedingt Spät- und Frühfröste in den Beckenlagen; im Winter sind diese bis zu 20 °C kälter als die Hänge. Oft sind die Hänge bewaldet, während der Talboden von Wiesen



Abb. 10.3.1: Orographische Karte des Sibirischen Altai-Gebirges (nach Kuminova). Im Nordosten der Telezk-See, im Südosten der Zaisan (Saissan)-See. Die Becken sind Steppenlandschaften.

bedeckt ist, die beweidet werden. Die Gebirgsrücken im W und N erhalten bis zu 1500 mm Regen im Jahr und die Schneehöhe kann 2–3 m betragen, während im E nur 100 mm fallen und die Schneedecke meist fehlt. Diese Gegensätze geben die Klimadiagramme (Abb. 10.3.2), deutlich wieder. Auch die Boden-Höhenstufen verdeutlichen die Klimagegensätze im W und E. Besonders ausgeprägt spiegelt die Vegetation der Höhenstufen die ökologischen Verhältnisse wider (Abb. 10.3.3).

In den Becken des Mittleren Altai findet man auf Chernozemböden Wiesensteppen mit *Phleum phleoides, Poa angustifolia, Helictotrichon (Avena) pubescens, H. desertorum, Stipa ioannis, S. sibirica* und den Kräutern *Filipendula hexapetala, Anemone sylvestris, Pulsatilla, Adonis, Delphinium, Libanotis* u. a. Die Deckung ist

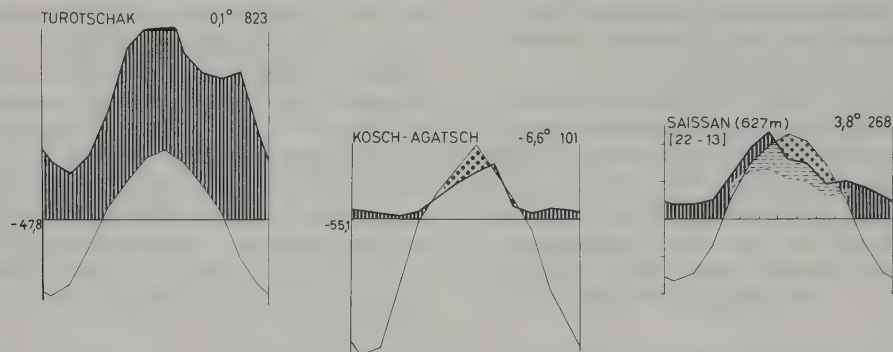


Abb. 10.3.2: Klimadiagramme aus dem humiden Nordosten am Fuß des Gebirges (Turochak = Turotschak), dem sehr ariden Becken im Südosten (Kosh-Agach = Kosch-Agatsch) und dem vom Irtysh durchflossenen Zaisan-See-Becken mit Halbwüstenklima.

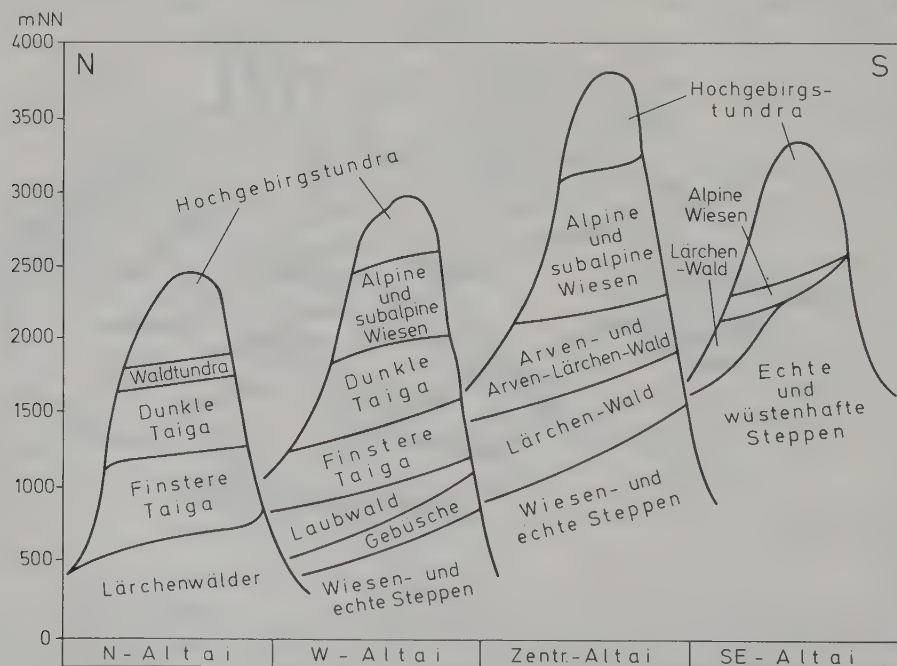


Abb. 10.3.3: Höhenstufen aus einzelnen Teilen des Altai-Gebirges (nach KUMINOVA): N-Altai (sehr kontinental und kalt), W-Altai (ozeanischer mit Laubwaldstufe und alpinen Wiesen), Zentral-Altai (kontinentaler, aber noch alpine Wiesen), SE-Altai (extrem kontinental, Wald nur am Nordhang, ebenso alpine Wiesen, sonst Gebirgstundra).

100%. Darüber auf Grauen Waldböden tritt eine Laubwald-Reliktvegetation auf, während höher Nadelwälder auf Podzol-Böden wachsen. Im E sind dagegen die Steppen wüstenhaft mit *Stipa glareosa, Carex duriuscula, Agropyron cristatum* bei nur 15–20% Deckung, oder es treten sogar Halbsträucher wie *Kochia prostrata, ceratoides papposa,* zusammen mit zentralasiatischen *Artemisia-* und *Caragana-*Arten auf.

Gegensätzlich ist auch die alpine Stufe ausgebildet. Bei frühzeitiger Schneebedeckung sind subalpine und alpine Wiesen ausgebildet. Fällt der Schnee dagegen schon auf gefrorenen Boden und ist die Schneedecke spärlich, so entspricht die Vegetation mehr der Tundra und der Golez-Stufe.

Bedeutend arider ist das Klima im Bereich des Mongolischen Altai. Die Höhenstufen sind dort von unten nach oben: Gebirgswüstensteppe – trockene *Stipa-Artemisia-*Steppe – Gebirgssteppe – Lärchen-Mischwald oder Gebirgstaiga – Hochgebirgsstufe (über 3000 m NN).

Der südlichste Teil, der Gobi-Altai, erreicht 3000 m NN nicht mehr und erhebt sich über eine Wüstenfläche in etwa 1500 m NN. Hier sind die unteren Stufen mit *Salsola-* oder *Haloxylon-*Arten richtige Wüsten und darüber Gebirgs-Wüstensteppen mit *Stipa* und *Salsola.* Nur im nördlichen Teil kann man in der Gipfelregion noch trockene *Stipa-Artemisia-*Steppen finden.

10.4 Die kaukasischen Gebirge

Kaukasien ist ein so kompliziertes, gebirgiges Land, daß es schwer ist, eine kurze Übersicht zu geben (vgl. Abb. 10.4.1).

Man unterscheidet den Großen Kaukasus im

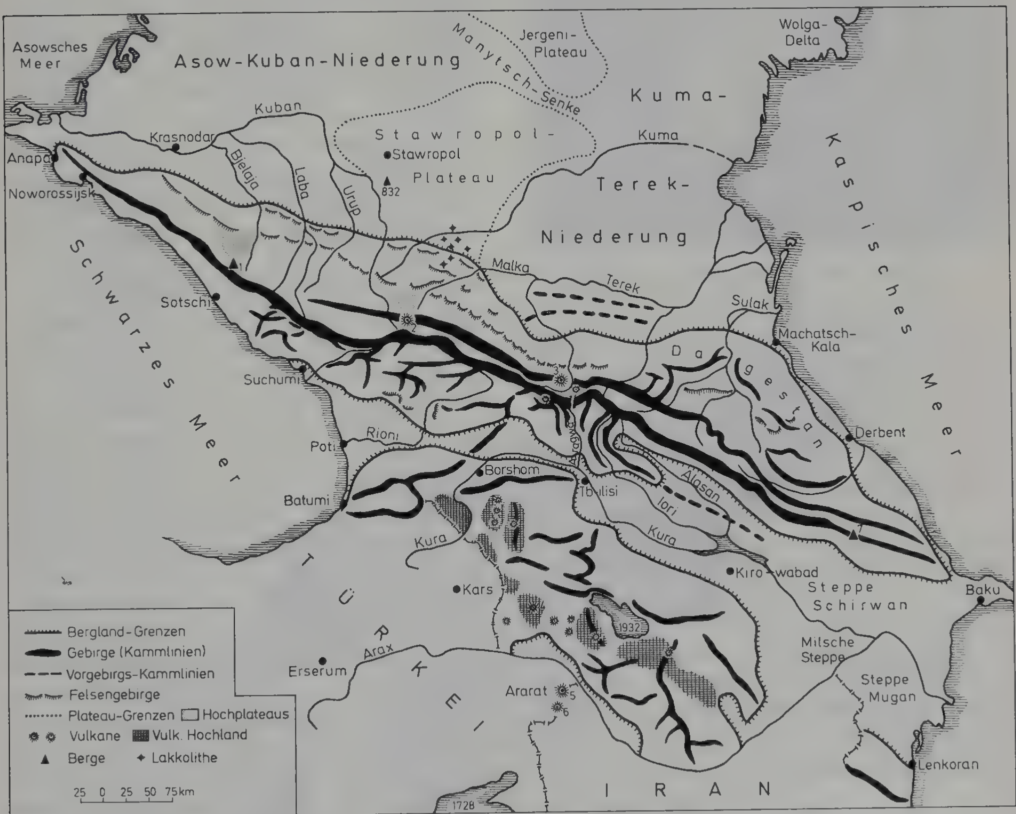


Abb. 10.4.1: Übersichtskarte vom Kaukasus-Gebiet mit Kammlinien des Großen sowie Kleinen Kaukasus-Gebirges. Einzelne Zahlen = markante Gipfel: 1 Fisht (2852 m NN), 2 Elbrus (5633 m NN), 3 Kazbek (5044 m NN), 4 Aragatz (4090 m NN), 5 Großer Ararat (5156 m NN), 6 Kleiner Ararat, 7 Babadagh im Dagestan (3637 m NN). Sonstige Zahlen sind Höhenangaben in m NN. Der Suram-Gebirgsrücken liegt nördlich von Borzhom (aus WALTER 1974).

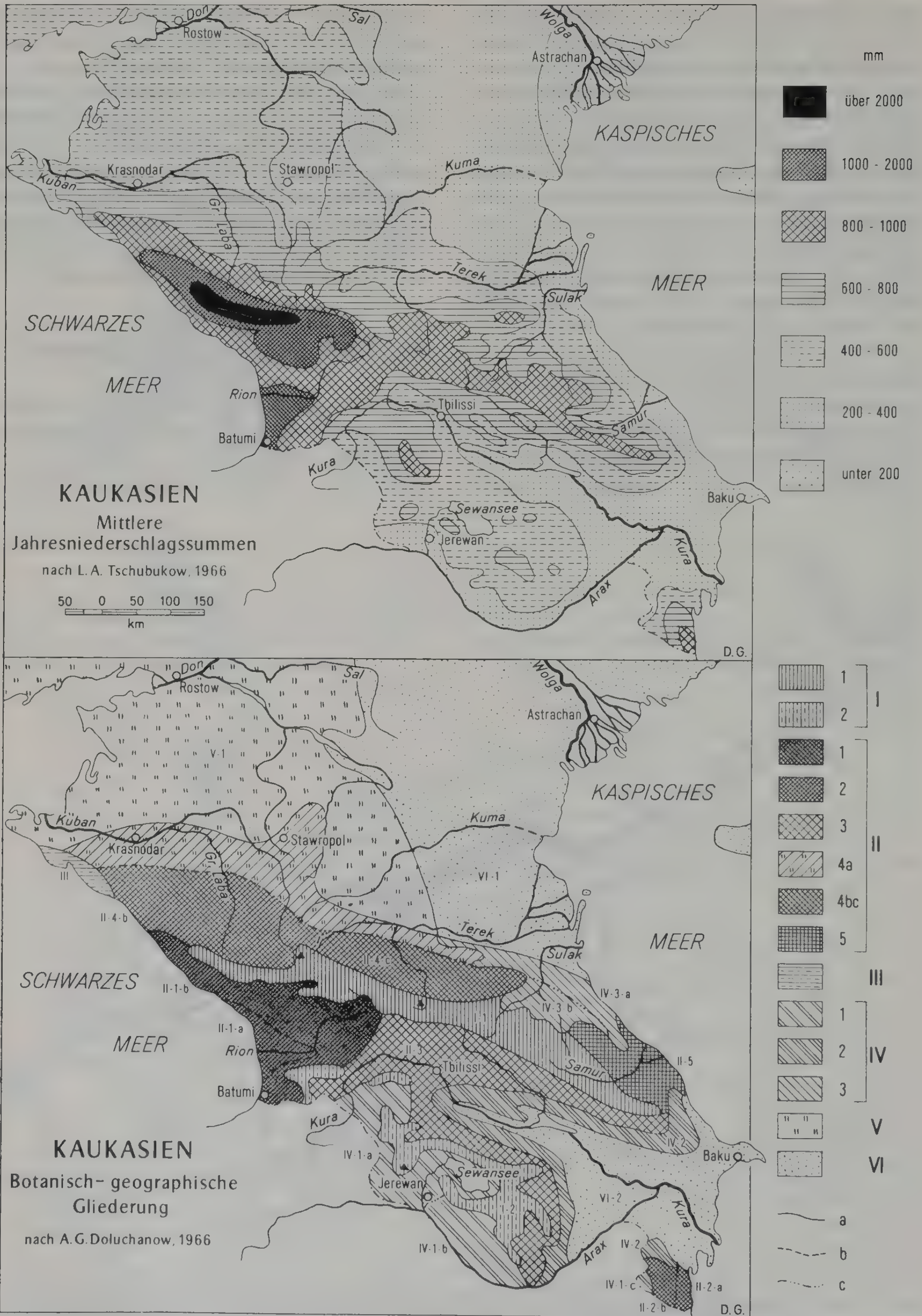


Abb. 10.4.2: Niederschlagkarte vom Kaukasus-Gebiet (aus Henning 1972, ebenso Abb. 10.4.3).

Abb. 10.4.3: Vegetationstypen: I Hochgebirgsvegetation (1 des Großen und 2 des kleinen Kaukasus), II Gebirgswälder (1 der Kolchis, 2 Hyrkaniens, 3 des östlichen Transkaukasiens, 4 des nördlichen und 5 des östlichen

nördlichen Teil und den Kleinen Kaukasus im südlichen. Der Hauptkamm des ersteren beginnt fast am Azov'schen Meer und erstreckt sich in südöstlicher Richtung nahe bis Baku am Kaspischen Meer. Im mittleren Teil verläuft parallel zu ihm ein zweiter Kamm mit den höchsten Vulkangipfeln Elbrus (5633 m NN) und Kazbek (5044 m NN). Der westliche Teil von diesem Kamm wird als «Vorderer» (Peredewoy) bezeichnet, der östliche Teil als «Seitlicher» (Bokowoy).

Zwischen Haupt- und Nebenkamm liegen eine Reihe von tiefen Längsbecken. Quertäler fehlen. Die einzige befahrbare Straße – die Grusinische Heerstraße – überquert den Kaukasus über den Kreuzpaß in 2380 m NN und führt nach S bis Tbilisi (Tiflis). Ein Saumtierpfad führt außerdem von Sukhumi am Schwarzen Meer das Kodortal aufwärts und über den Klukhorpaß (2816 m NN) nach N und den Kuban-Nebenfluß Teberda entlang abwärts.

Dem westlichen Hochgebirge ist im N als Schichtstufe ein 1200–2000 m NN hohes Kalkfelsen-Gebirge (Skalistyi Khrebet) vorgelagert und vor dem Elbrus ein Hochplateau mit 2000–2200 m NN Höhe. Vor dem östlichen Teil liegt das wilde Daghestan-Gebirgsland, dessen höchster Gipfel – der Babadagh – 3637 m NN erreicht, das aber zum Kaspischen Meer hin rasch an Höhe abnimmt. Der Kleine Kaukasus im Süden ist mit dem Großen durch den Suram-Gebirgsrücken verbunden. Dieser trennt die dreieckige Kolchis-Niederung mit dem Rioni-Fluß im W von der langen Kurafluß-Niederung im Osten. Der Surampaß ist eine scharfe Klimascheide, wie aus der Niederschlagskarte (Abb. 10.4.2) zu ersehen ist.

Ganz im SE bei Lenkoran am Kaspischen Meer liegt das Hyrkanische Gebirge mit demselben milden und feuchten Klima, wie es für die Kolchis typisch ist.

Die höchsten Niederschläge fallen in der Kolchis am Südhang des Hauptkammes mit über 2000 mm im Jahr. Sie werden durch das Aufsteigen der feuchten Luftmassen vom Schwarzen Meer bedingt. Noch regenreicher ist das Gebiet im S unmittelbar um Batumi. Im nördlichen Vorland des Kaukasus erstrecken sich die nordkaukasischen Steppen und in der Kaspischen

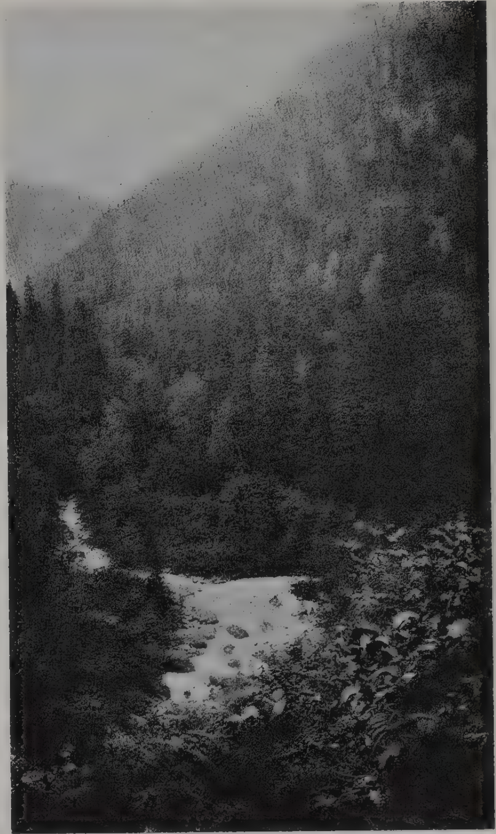


Abb. 10.4.4: Buchen- und Tannenwald in höheren Lagen unterhalb des Klysh-Passes.

Niederung sowie an deren ganzer Westküste, sowie in der Kura-Arax-Niederung die Halbwüste. Baku (−13 m NN, unter dem Meeresspiegel) hat schon ein Wüstenklima. Das Gebiet des Kleinen Kaukasus mit dem Armenischen Hochland ist ebenfalls trocken und zeichnet sich durch eisige Winter aus. Wie stark das Klima im ganzen Kaukasus-Gebiet variiert, erkennt man, wenn man die Klimadiagramme der einzelnen Stationen (Walter 1974) vergleicht. Sie variieren zwischen dem warmtemperierten Klima von Sukhumi, Sochi, Kutaisi (in der Kolchis) und Lenkoran (am Kaspischen Meer) bis zum Wüstenklima um Baku viel stärker als im gesamten Alpensystem, das der Kaukasus auch an Höhe um rund 800 m übertrifft.

Großen Kaukasus), III Hartlaubvegetation mediterranen Charakters, IV Semiaride Vegetation (1 in SW-Transkaukasien, 2 in E-Transkaukasien, 3 in Daghestan), V Steppen, VI Halbwüsten und Wüsten (aus Walter 1974).

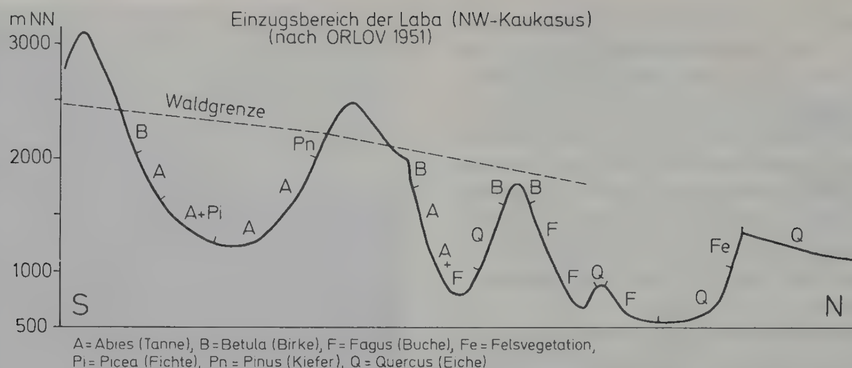


Abb. 10.4.5: Vegetationsprofil mit Angaben der vorherrschenden Baumarten im Kuban-Einzugsgebiet mit scharfen Expositionsunterschieden und Felsvegetation (Fe) an steiler Kalkgesteinswand.

Die dem Klima entsprechende Gliederung der Vegetation zeigt die Abb. 10.4.3. Wir können hier nur auf die Höhenstufenfolge am nordwestlichen Abfall des Großen Kaukasus eingehen, die, wie auf der Krim, dem Orobiom VII entspricht (Signatur IV). Es ist die typische Abfolge bei mit der Höhe zunehmenden, vorwiegenden Sommerregen, wobei ein lokaler scharfer Unterschied zwischen feuchten Nordhängen und den trockenen Südhängen im Windschatten zu beobachten ist (Abb. 10.4.5).

Die normale Stufenfolge ist von unten nach oben:

Wiesensteppe – Eichenmischwald – Buchenwald *(Fagus orientalis)* – und Tannenwald *(Abies nordmanniana)* (Abb. 10.4.4), mit Fichte *(Picea orientalis)* nur in feuchter Tallage. Die Waldgrenze bilden hier Birken *(Betula pendula)* und an trockenen Standorten Kiefern *(Pinus sylvestris)*. Andere Laubbaumarten sind der Eiche und der Buche beigemischt. Auch die Strauch- und Krautschicht ist die in Osteuropa übliche (vgl. Anhang Abb. 3–5).

Die subalpine Stufe wird durch niederwüchsige Buchen und niedrige *Betula litvinovii* gebildet, zusammen mit Hochstauden. In der alpinen Stufe tritt *Rhododendron caucasicum* auf. Viele Gattungen der alpinen Kräuter sind dieselben wie in den Alpen, aber die Arten sind meistens doch andere. Die nivale Stufe beginnt im W bei 3100 m NN, sie steigt nach E mit zunehmender Kontinentalität bis auf 4000 m NN an.

Auffallend sind am Nordhang in der Laubwaldstufe im W bei Maikop die Obstbaumwälder, vorwiegend mit alten Birnbäumen. Es handelt sich jedoch nicht um Wildobst, sondern um verwildertes. Die Bestände gingen aus den Obstanlagen der Tscherkessen hervor, einem Volksstamm, der nach dem Russisch-Türkischen Krieg von 1878 in die Türkei ausgesiedelt wurde. Das verlassene Land blieb sich selbst überlassen.

Zu erwähnen wären noch die riesigen Auenwaldflächen im Nordkaukasus am unteren Kuban mit Flußarmen und Altwässern, sowie im Deltagebiet, die mehrere Tausend km² bedekken und noch sehr ursprünglich und auch fischreich sind.

Ausführlicher wird der Kaukasus bei Walter (1974), S. 366–410 behandelt. Ein klassisches Werk über den Kaukasus in deutscher Sprache ist das von Radde (1899). Eine kurze Übersicht von der Vegetation Kaukasiens geben Gulisashvili et al. 1975.

In Band 4 kommen wir einerseits auf die den Zonobiomen IV und V zugehörigen Gebiete Eurasiens und andererseits auf die Zonobiome IV bis IX außerhalb Eurasiens zurück.

Anhang: Ergänzende Fotos von V. N. Pavlov, Universität Moskau

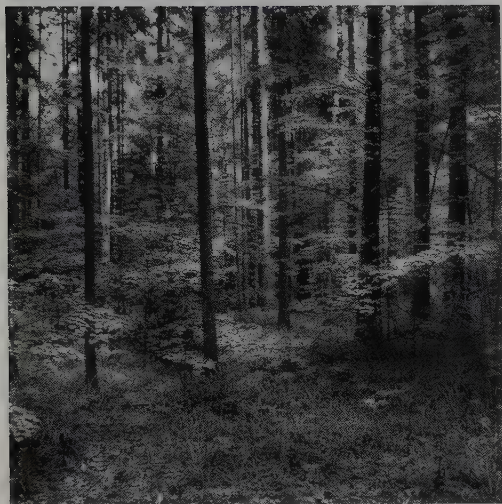


Abb. 1: Nadel-Laubholz-Mischwald nahe Svenigorod, Moskauer-Gebiet. Obere Baumschicht *Picea abies*, untere *Acer platanoides* + *Tilia cordata* + *Betula pendula;* Strauchschicht aus *Corylus avellana* (zu p. 142).



Abb. 2: Anstehende, weiche Kreideschichten (Gebiet Lugansk) mit Reliktarten: *Artemisia salsoloides, A. hololeuca, Matthiola fragrans, Hedysarum cretaceus, Scrophularia cretacea, Silene cretacea, Linaria cretacea, Linum flavum* u. a. (zu p. 193).



Abb. 3: Das Tal des linken Kuban-Nebenflusses Teberda (nordwestl. Kaukasus) mit verschieden alten Laubwaldbeständen in 900 m NN (zu p. 538).



Abb. 4: Laubmischwald im Teberda-Tal. Baumschicht: *Fagus orientalis* und *Quercus robur*, dazu *Tilia caucasica, Acer campestre, Pyrus caucasica, Prunus divaricata*. Strauchschicht: *Corylus avellana, Rhododendron flavum, Euonymus latifolia, Lonicera caucasigena* u. a. (zu p. 538).



Abb. 5: Tannenwald in der Alilek-Schlucht des nordwestlichen Kaukasus: *Abies nordmanniana* mit *Usnea*-Flechten an den Zweigen (zu p. 538).



Abb. 6: Trockener Laubmischwald an der nördlichen Schwarzmeerküste des Kaukasus (Westlich von Novorossisk) mit submediterranen Geoelementen. Baumschicht: *Quercus pubescens, Carpinus orientalis* und *Cornus mas*. Unterwuchs: Vorherrschend *Aristella (Stipa) bromoides* und *Brachypodium pinnatum* (zu p. 30).



Abb.7: Vorberge des Chatkal-Gebirges bei Tashkumyr (Westl. Tyen Shan). Halbwüste (Bunte Mergel) mit vorherrschenden *Zygophyllum megacarpum* und *Salsola montana*. Verbreitet sind außerdem *Atraphaxis pyrifolia (Polygonaceae), Jurinea bucharica, Rheum maximowiczii, Serratula aphyllopoda* u. a. Stellenweise wächst Gebüsch aus *Sophora griffithii* (zu p. 276).



Abb. 8: Nordwest-Pamir: Pik des Kommunismus (7495 m NN). Im Vordergrunde Rasenpolster auf der Altmoräne des Fortambek-Gletschers in 4200 m NN mit blühender *Androsace darvasica*, dahinter *Rhodiola heterodonta* (dunkle Polster), zu p. 328.



Abb. 9: Daselbst auf der Fortambek-Moräne in 3900 m NN. Polygonböden bewachsen mit der Grasart *Puccinellia humilis* und den Kräutern *Potentilla pamirica, Gagea jaeschkei* u. a. (zu p. 328).



Abb. 10: Halbinsel Kamchatka, Koryakski-Vulkan. Am Hang in 700 m NN Dickichte aus *Alnus kamtschatica;* im Vordergrund *Oxytropis nigrescens*-Teppich (zu p. 457).



Abb. 11: Halbinsel Kamchatka, Vulkan Avach. Podgolez-Stufe (subalpin) in 1100 m NN mit dichten *Pinus pumila*-Beständen am Hang (zu p. 457).

Literaturverzeichnis

Abrami, G. 1971: Life cycle and temperature requirements of seven herbaceous species. – Giorn. bot. ital., **105,** 295–318.

Agachanianz, O. E. 1985: Auf dem Pamir (Aufzeichnungen eines Geobotanikers, 245 Seiten. VEB F. A. Brockhaus Verlag, Leipzig.

Agachanjanc, O. E. 1985a: Ein ökologischer Ansatz zur Höhengliederung des Pamir-Alai. Petermanns Geogr. Miltere. **1,** 17–23.

Agakhanyantz, O. E. 1964: Pamir and Central Asia. Izv. Vses. Geogr. Obshch., **2,** 103–108 (in Russian).

Agakhanyantz, O. E. 1965: On the new paleography of Pamir. Izv. Akad. Nauk S.S.R., Ser. Geogr., **3,** 84–88 (in Russian).

Agakhanyantz, O. E. 1970: Life on Mountain Slopes. Priroda, Nauka, Moscow, pp. 89–95 (in Russian).

Agakhanyantz, O. E. 1975: Above-ground phytomass of the Pamir pastures. Izv. Akad. Nauk S.S.R., Ser. Geogr., **5,** 43–50 (in Russian).

Agakhanyantz, O. E. 1978: Ökologisches Schema der Höhenstufen – Vegetation des Pamiro-Alai-Gebirgssystems. – Ekologia **5,** 18–24. Nauka-Leningrad (in Russisch).

Agakhanyantz, O. E. 1981: Die ariden Gebirge der USSR. 270 pp. Mysl-Moskva (in Russisch).

Aichinger, E. 1933: Vegetationskunde der Karawanken. – Reihe Pflanzensoziologie Bd. **2,** 329 pp. Jena.

Alechin, V. V. 1927: Die Alluvionen der Flußtäler in Rußland. – Rep. spec. nov. regni veg., Beih. **47.** Berlin.

Alekhin, V. V. 1951: Die Vegetation der USSR in ihren Grundzonen 2. Aufl. 512 pp. Moskau (in Russisch).

Aleksandrova, V. D. 1956: Die Vegetation der Südinsel von Novaya Zemlya zwischen 70° 56′ und 72° 12′ nördl. Breite. In Tikhomirov, B. A. (Hrsg.): Die Vegetation des äußersten Nordens der USSR und ihre Nutzung **2,** 187–306, Moskau-Leningrad (in Russisch).

Aleksandrova, V. D. 1970: Dynamik der Vegatationsmosaikgesellschaften in der Fleckentundra des arktischen Jakutiens. Symposium der Mosaikgesellschaften. pp. 5–31. Vladimir.

Aleksandrova, V. D. 1977: Geobotanische Gliederung der Arktis und Antarktis, p. 188. Komarov-Vorträge XXIX. Nauka-Leningrad. (russ.).

Aleksandrova, V. D. 1983: Die Vegetation der polaren Wüsten der USSR. 142 pp. Nauka-Leningrad (russ.).

Aleksandrova, V. D. und Matveyeva, N. V. (Hrsg.) 1979: Arktische Tundren und polare Wüsten auf Taimyr. 206 pp. Nauka-Leningrad (russ.).

Aleyesakhina, T. I. 1982: Bodenalgengemeinschaften in natürlichen und sekundären Waldtypen, pp. 219–226. In Rysin (Hrsg.): Wälder des westlichen Moskauer Gebietes (in Russisch).

Anderson, M. C. 1964: Studies of the woodland light climate. – J. Ecol. **52,** 27–41 and 643–663.

Arcichovski, V. M. and Opsipov, A. 1931: Die Saugkraft der zentralasiatischen Wüsten nebst Transpirationsmessungen am Saksaul. Planta (Berlin), **14,** 552–565.

Armstrong, W. and Boatman, D. J. 1967: Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. – J. Ecol. **55,** 101–110.

Arystangaliyev, S. 1956: Meadow vegetation of the Kungey-Alatau in the Kazakhstan region. Roboty Bot. Inst. Akad. Nauk Kazakh. S.S.R., **4,** 130–175 (in Russian).

Atkin, A. S. 1978: Elemente des Kreislaufs vom Stickstoff und der Aschenelemente in den trockenen Kiefernwäldern im Gebiet der Rumpfberge Kasakhstans. – Ekologia **5,** 41–47. Nauka-Leningrad (in Russisch).

Augstein, H. 1957: Die Wirkung tiefer Temperaturen auf die Entwicklung von *Ranunculus ficaria* L. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **70,** 234–244.

Aulitzky, H. 1961, 1962: Bodentemperaturverhältnisse an einer zentral-alpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze I–III. – Arch. f. Meteor., Geoghys. u. Bioklim. **10,** 445–532, **11,** 301–376.

Babayev, A. G. (Hrsg.) 1981: Aktuelle Fragen der Nutzbarmachung und Umwandlung der Wüsten der USSR. 240 pp. Ylym-Ashkhabad (in Russisch).

Babikova, V. I. 1984: Huftiere des Nördlichen Schwarzmeergebiets im Frühholozän. In: Sokolov, V. E. und Dinesman, L. G. (Hrsg.): Probleme der geschichtlichen Erforschung der gegenwärtigen Biogeozöne. Akad. d. Wiss., Moskau (in Russisch).

Backéus, I. 1985: Aboveground production and growth dynamics of vascular bog plants in Central Sweden. – Acta Phytogeographica Suecica 74, 102 pp.

Baden, W. und Eggelsmann, R. 1964: Der Wasserkreislauf eines nordwestdeutschen Hochmoores. – Schrift. Kurat. f. Kulturbauwesen, H. 12, Hamburg.

Baig, M. N. and Tranquillini, W. 1980: The effect of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and their significance

in desiccation damage at the alpine tree line. – Oecologia (Berlin) **47,** 252–256.

BAIG, M. N., TRANQUILLINI, W. und HAVRANER, W. M. 1974: Cuticuläre Transpiration von *Picea abies*- und *Pinus cembra*-Zweigen aus verschiedener Seehöhe und ihre Bedeutung für die winterliche Austrocknung der Bäume an der alpinen Waldgrenze. – Centralbl. gesamte Forstwesen **91,** 195–211.

BALOGH, J. 1958: Lebensgemeinschaften der Landtiere. VEB Berlin-Budapest.

BAMBERG, S., SCHWARZ, W. and TRANQUILLINI, W. 1967: Influence of day length on the photosynthetic capacity of stone pine (*Pinus cembra* L.). – Ecology **48,** 264–269.

BAZILEVICH, N. I., RODIN, L. E. and GORINA, A. I. 1972: Productivity and biochemistry of succulent communities on solonchaks. In: RODIN, L. E. (Editor). Int. Symp. Ecophysiological Foundations of Ecosystems Productivity in Arid Zones. Nauka-Leningrad, pp. 203–207.

BAUER, F. und ZIMMERMANN, G. 1963: Der Wald in Zahlen von A–Z. – BLV Verlagsgesellschaft München, Basel, Wien.

BERG, L. S. 1936: Physisch-Geographische Zonen der USSR (Landschaften) Teil 1, 2. Aufl. (in Russisch).

BERG, L. S. 1947: Das Klima und das Leben. Moskau (in Russisch).

BERGER-LANDEFELDT, U. 1936: Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. – Bibl. Botanica H. **115.**

BERTSCH, K. 1947: Der Wald als Lebensgemeinschaft 3. Aufl. Otto Maier-Verlag, Ravensburg.

BIEBL, R. 1967: Kurztag-Einflüsse auf arktische Pflanzen während der arktischen Langtage. – Planta (Berlin) **75,** 77–84.

BIEBL, R. 1968: Über Wärmehaushalt und Temperaturresistenz arktischer Pflanzen in Westgrönland. – Flora, Abt. B. **157,** 327–354.

BIRAND, H. A. 1938: Untersuchungen zur Wasserökologie der Steppenpflanzen bei Ankara. – Jb. wiss. Bot. **87,** 93–172.

BIRD, R. D. 1961: Ecology of the Aspen Parkland of Western Canada in relation to land use. Canada Departement of Agriculture, Contrib. Nr. 27, Research Stat. Publ. 1066, 155 pp. Ottawa.

BJÖRKMAN, E. 1956: Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbäume. Forstwiss. Zbl. **75.**

BLACKMAN, G. E. 1950: An assessment of the factors controlling the distribution of the Bluebell *(Scilla non-scripta)* in different communities. – Ann. of Bot. N.S. **14,** 487–520.

BLAGOVESHCHENSKI, V. A. 1935: Über den Verlauf der Photosynthese im Hochgebirge des Pamir. Planta, **24,** 276–287.

BLAGOVESHCHENSKIY, E. N. 1954 a: The function of the Kara-Kum Station in relation to afforestation in deserts. *Pustyn. S.S.S.R. Ikh Osvoyeniye,* **2,** 181–190 (in Russian).

BLAGOVESHCHENSKIY, E. N. 1954 b: On the water condensation in desert soils. Pustyn. S.S.S.R. Ikh Osvoyeniye, **2,** 508–519 (in Russian).

BLAGOVESHCHENSKIY, E. N. 1955: The desert Cheleken and the possibility of its development. In: PETROV, M. P. (Editor), Papers of the Sand-Desert Station Repetek. Ashkhabad, pp. 180–203 (in Russian).

BOATMAN, D. J. 1983: The Silver Flow National Reserve, Galloway, Scotland. – J. of Biography **10,** 163–274.

BOBROVSKAYA, N. I. 1969: New data on the water deficits of desert plants. Bot. Zh., **54,** 1054–1058 (in Russian).

BOBROVSKAYA, N. I. 1971: On the water balance of tree and shrub species in the sand desert Kara-Kum. *Bot. Zh.,* **56,** 361–368 (in Russian).

BÖCHER, T. W. 1940: Studies on the plant-geography of the north-atlantic heath-formation. Kgl. Danske Vidensk. Selskab., Biol. Medd. **15,** 1–64.

BÖCHER, T. W. 1949: Climate, soil and lakes in continental West Greenland in relation to plant life. – Medd. om Grøland **147,** Nr. 2, 1–63.

BÖCHER, T. W. 1954: Oceanic and continental vegetational complexes in Southwest Greenland. – Medd. om Grøland **148,** Nr. 1, 1–336.

BOESSNECK, J. 1969: Archäologisch-biologische Zusammenarbeit in der Vor- und Frühgeschichtsforschung. – Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.

BOGDANOV, V. V. 1954: Periodical runoff on the takyry. Pustyn. S.S.S.R. Ikh Osvoyeniye, **2,** 488–507 (in Russian).

BOGNER, W. 1966: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. – 131 pp. Dissertation. Stuttgart-Hohenheim.

BOLSHAKOV, A. F. and RODE, A. A. 1972: Soils of the solonetzic complex in the northern part of the Pre-Caspian Lowland and their biological productivity. In: RODIN, L. E. (Editor), International Symposium on Eco-physiological Foundations of Ecosystem Productivity in Arid Zones. Nauka, Leningrad, pp. 122–124 (in Russian).

BORMANN, F. H. and LIKENS, G. E. 1979: Pattern and process in a forested ecosystem. 253 pp. Springer-Verlag, New York.

BOYSEN-JENSEN, P. 1932: Die Stoffproduktion der Pflanzen, 108 pp. Jena.

BOYSEN-JENSEN, P. 1949: Causal plant ecology. – Danske Vidensk. Selskab, Biol. Medd. 21, Nr. 3.

BRAUN-BLANQUET, J. 1928: Pflanzensoziologie. Wien

BRAUN-BLANQUET, J. 1961: Die inneralpine Trockenvegetation. 273 pp. Geobotanica selecta 1. Stuttgart.

BRAUN-BLANQUET, J. und JENNY, H. 1926: Vegetationsgliederung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. – Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. **63,** 183–349.

BRAUNS, A. 1955: Die terricolen Dipterenlarven im Verknüpfungsgefüge der Waldbiocönose. – Bonner Zool. Beitr. **6,** 223–231.

BRAUNS, A. 1968: Praktische Bodenbiologie. 470 pp. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

BRECKLE, S.-W. 1973: Mikroklimatische Messungen und ökologische Beobachtungen in der alpinen Stufe des afghanischen Hindukusch. – Bot. Jahrb. System. **93,** 25–55.

BRECKLE, S.-W. 1983: Temperate Deserts and Semideserts of Afghanistan and Iran. in WEST, N. E. (ed.): Temperate Deserts and Semideserts. – Ecosystems of the World, vol. **5,** 271–319.

BREWER, R. 1980: A half century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. – J. of Ecol. **68,** 823–832.

BROHMER, P. 1949: Fauna von Deutschland. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.

BURGEFF, H. 1961: Mikrobiologie des Hochmoores. Stuttgart.

BURMEISTER, E. G. 1980: Die Tierwelt der Moore (moorbewohnende Fauna). In: GÖTTLICH, K. H. (Hrsg.), pp. 21–46.

BURNET, J. H. (ed.) 1964: The vegetation of Scotland. Edinburgh and London.

BURSCHEL, P. und HUSS, J. 1964: Die Reaktion von Buchensämlingen auf Beschattung. – Forstarch. **35,** 253 ff.

BURSCHEL, P. und SCHMALTZ, J. 1965: Die Bedeutung des Lichts für die Entwicklung junger Buchen. – Allg. Forst- und Jagdz. **136,** 193–210.

CALDWELL, M. M. 1970: The wind regime at the surface of the vegetation layer above timberline in the Central Alps. – Centralbl. Gesamte Forstwesen **87,** 65–74.

CALDWELL, M. M. 1970 a: The effect of wind on stomatal aperture, photosynthesis and transpiration of *Rhododendron ferrugineum* L. and *Pinus cembra* L. – Centralbl. Gesamte Forstwesen **87,** 193–201.

CALDWELL, M. M. 1970 b: Plant gas exchange at high wind speeds. – Plant Physiol. **46,** 535–537.

CALLAGHAN, T. V. and EMANUELSSON 1985: Population structure and processes of tundra plants and vegetation, pp. 399–439. In: WHITE, J. (ed.): The population structure of vegetation. Dr. W. Junk Publ. Dordrecht.

CARTELLIERI, E. 1935: Jahresgang des osmotischen Wertes, der Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchstufe. – Jb. wiss. Bot. **82,** 460–506.

CERNUSCA, A. 1976: Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecologia Plantarum **11,** 71–102.

CERNUSCA, A. 1978: Ökologische Veränderungen im Bereich aufgelassener Almen. Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, Bd. **2,** 7–27. Ökologische Analysen von Almflächen im Gasteiner Tal.

CERNUSCA, A. und DECKER, P. 1984: Respiratorische Kohlenstoffverluste und Kohlenstoffbilanz einer alpinen Grasheide. – Verh. Gesellsch. Ökologie (Bern 1982) **12,** 73–88.

CHANG, D. H. S. 1975: On the geographic characteristics and the problem of classification of the wild fruit tree forest in the Ili valley of Sinkiang. Übersetzung von Acta Botanica Sinica **15,** 239–253, 1973 durch Plenum Publ. Co. New York.

CHANG, D. H. S. 1981: The vegetation zonation of the Tibetan Plateau. – Mountain Research and Development. **1,** (1), 29–48.

CHANG, D. H. S. 1983: The Tibetan Plateau in relation to the vegetation of China. – Ann. Missouri Bot. Gard. **70,** 564–570.

CHANG, D. H. S. 1984: The vegetational differentiation and agroecosystem types of the Tian Shan Mountains. – Écol. des Milieux Montagnards et de Haute Altitude – Docum. d'Écol. Pyrénéenne **III–IV,** 357–361.

CHAPMAN, S. B. 1967: Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the South of England. – J. Ecol. **55,** 677–689.

CHAPMAN, S. B. 1970: The nutrient content of the soil and root system of a dry heath ecosystem. – J. Ecol. **58,** 445–452.

CURRY-LINDAHL, K. 1959: Skogens vilda djur. In Skogen (O. THANNING, Hb.), pp. 177–206. Svenska Turistföreningens Förlag, Stockholm.

CZYGAN, F.-C. 1970: Blutregen und Blutschnee: Stickstoffmangel – Zellen von Haematococcus pluvialis und Chlamydomonas nivalis. – Arch. Mikrobiol. **74,** 69–75.

DAHL, E. 1963: Heat exchange ecology of *Koenigia*. – Oikos **14,** 190–211.

DANERT, S., GEIGER, S. und HANELT, P. 1960: Vegetationskundliche Studien in Nordostchina (Mandschurei) und der inneren Mongolei. – Feddes Repert., Beih. **139,** 5–144.

DAXER, H. 1934: Über die Assimilationsökologie der Waldbodenflora. – Jb. wiss. Bot. **80,** 363–420.

DEDKOV, V. P. und GUNIN, P. D. 1978: Über den Wasserhaushalt der Sandwüstenböden und die Rolle der Pflanzen für denselben. – pp. 26–64. In: NECHAYEVA, N. T. und KAPLINA, V. G. (Hrsg.) 1978 (in Russisch).

DIELS, L. 1918: Die Verhältnisse von Rhythmik und Verbreitung von Perennen des europäischen Sommerwaldes. – Ber. Dtsch. Bot. Gesellschaft **36,** 718–744.

DOBESCH, H. 1983: Die klimatologischen Untersuchungen in den Hohen Tauern von 1974–1980. 87 pp. – Veröff. des Österreichischen MaB-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern, Bd. **6.** Universitäts-Verlag, Innsbruck.

DOBROVOLSKI, G. V., SERGEJEV, E. M. und GERASIMOVA (Hrsg.) 1977: Die natürlichen Bedingungen des zentralen Teiles der Westsibirischen Niederung. Verlag der Moskauer Univ. (in Russisch).

DOKHMAN, G. I. 1954: Die Vegetation der Mugodzhary. – Geograph.-Verlag. Moskau, 235 pp. mit Vegetationskarte (in Russisch).

DOKUCHAYEV, U. V. 1892: Unsere Steppen früher und jetzt. Gesamm. Werke Bd. **6,** Akad. d. Wiss. USSR (in Russisch).

DOKUCHAYEV, U. V. 1898: Zur Lehre über die Naturzonen (in Russisch).

DUBYANSKI, V. 1911: Vegetation of the Russian Sand Deserts. Nauka, Moscow, Leningrad, 414 pp. (in Russian).

DUNGER, W. 1964: Tiere im Boden. Neue Brehm-Bücherei 327. Ziemsen Verlag, Wittenberg/Lutherstadt.

DUVIGNEAUD, P. 1962: L'écologie, science moderne de synthèse, P. 5, Bruxelles.

DUVIGNEAUD, P. 1970: Recherches sur l'écosystème forêt, No 3. Le tessera en tant qu'unité élémentaire de l'écosystème. Bull. Inst. Sci nat. Belg. **46,** (23), 1–7.

DUVIGNEAUD, P. 1974: La synthèse écologique. Population, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère, 296 pp. Paris.

DUVIGNEAUD, P. (ed.) 1974: Productivité des écosystèmes forestiers. Actes Coll. Bruxelles 1971. La synthèse écologiques, 246 pp. UNESCO, Paris.

DUVIGNEAUD, P. et DENAYER-DE-SMET, S. 1970: Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: Ecological Studies 1 (REICHLE, D. E., ed.). pp. 199–225. Springer-Verlag, Heidelberg-New York.

DUVIGNEAUD, P. et KESTEMONT, P. (ed.) 1977: Productivité biologique. 617 pp. SCOPE, Trav. Sect. Belge Progr. Internat. (Paris-Gembloux).

DYRENKOV, S. A. 1978: Variability of some morphological characters in hybrid populations of spruce *Picea abies* (L.) Karst. X *Picea obovata* Ledeb. on Veps elevation. – Bot. Zhurnal **63,** 191–204 (in Russisch).

DYRENKOV, S. A. 1981: Structure and dynamics of spruce forests in the Russian North. pp. 17–52. Acad. Sci. Estonian SSR, Com. for IBP, Tartu.

DYRENKOV, S. A. 1984: Struktur und Dynamik der Fichten-Taiga. – 173 pp. Nauka, Leningrad (in Russisch).

EBER, W. 1972: Über die Lichtverhältnisse von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. – Scripta Geobotanica (Göttingen), Band **3,** 150 pp.

EGGELSMANN, R. 1980: Moorhydrologie. In GÖTTLICH, K. H. (Hrsg.) pp. 211–224.

EISENBEIS, G. und WICHARD, W. 1985: Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

ELLENBERG, H. 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **77,** 82–92.

ELLENBERG, H. (ed.) 1971: Integrated experimental ecology. Ecol. Studies 2, 214 pp. Springer-Verlag, Heidelberg-New York.

ELLENBERG, H. (Hrsg.) 1973: Ökosystemforschung, 280 pp. Springer-Verlag, Heidelberg-New York.

ELLENBERG, H. 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3. Aufl., 989 pp. Ulmer Verl. Stuttgart.

ERIKSEN, W. 1978: Ist das Pampaproblem gelöst? – Naturwissenschaftl. Rundschau **31,** 142–148.

EUROLA, S. 1968: Über die Ökologie der nordfinnischen Moorvegetation im Herbst, Winter und Frühjahr. – Ann. Botanici Fennici **5,** 83–97.

EUROLA, S. 1968: Über die Fjeldheidevegetation in den Gebieten von Isfjorden und Hornsund in Westspitzbergen. – Aquilo, Ser. Botanica **7,** 1–56.

EUROLA, S. 1972: Germination of seeds collected in Spitzbergen. – Ann. Bot. Fennici **9,** 149–159.

EUROLA, S. 1974: The plant ecology of Northern Kiölen, arctic or alpine? – Aquilo, Ser. Bot. **13,** 10–22.

FELDMANN, R. (Hrsg.) 1981: Die Amphibien und Reptilien Westfalens. – Veröff. d. Arbeitsgemeinschaft f. biol.-ökol. Landeserforschung **34,** H. 4, 45. Jg. Abhandlungen aus dem Landesmuseum f. Naturkunde zu Münster in Westfalen.

FILIPOV, A. A. 1959: Daily and annual variations of photosynthetic intensity of plants in East Pamir. Tr. Bot. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. IV, 13 (in Russian).

FIRBAS, F. 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. – Jb. wiss. Bot. **74,** 459–696.

FIRBAS, F. 1949: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. – Bd. I, 480 pp. Bd. II, 256 pp. 1952. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

FISCHER, H. und KUHN, W. 1984: Diurnal Courses of temperatures in cushion plants. Flora **175,** 117–134.

FISIKO-GEOGRAFICZESKIJ ATLAS MIRA 1964: 249 Kartenseiten, 298 pp., Akad. Nauk SSSR. Moskva.

FLOERICKE, K. 1919: Spinnen und Spinnenleben. – Kosmos-Gesellschaft. Franckh'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.

FORREST, G. I. 1971: Structure and production of North Pennine blanket bog vegetation. J. Ecol. **59,** 453–480.

FRANZ, H. 1979: Ökologie der Hochgebirge. 495 pp. Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart.

FRANZ, H. 1981: Bodenbiologische Untersuchungen in den Hohen Tauern 1974–1978. – Veröff. Österreichische MaB-Hochgebirgsprogramm, pp. 300. Hohe Tauern, Bd. 4 (mit einer Karte). Universitätsverlag Innsbruck.

FREI, M. 1940: Der Anteil der einzelnen Tier- und Pflanzengruppen im Aufbau der Buchencoenosen in Mitteleuropa. Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel pp. 11–25.

FREITAG, H. 1971: Die natürliche Vegetation Afghanistans. Vegetatio **22,** 285–344.

FROMENT, A. 1970: Etude experimentale de la minéralisation de l'azote organique dans les différents types d'humus. Bull. Soc. Roy. Belg. 103: Contrib. **19,** 311–319.

FUNKE, W. 1971: Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. Ecol. Stud. Berlin **2,** 89–93.

FUNKE, W. 1973: Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. pp. 143–164. In: ELLENBERG, H. (Hg.) Ökosystemforschung. Springer-Verlag, Heidelberg.

GAËL, A. G. 1984: Beiträge zur Geschichte der Besiedlung der Sandsteppen in Zusammenhang mit der Deflation und Bodenbildung verschiedenaltriger Sandablagerungsschichten. – pp. 122–199. In SOKOLOV, V. E. und DINESMAN, L. G. (Hrsg.): Probleme zur geschichtlichen Erforschung der gegenwärtigen Biogeozönosen. Akad. d. Wiss., Moskau (in Russisch).

GALAUX, A. 1966: Rhythmes énergétiques et phénophases en chênaie calcaire. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. **99,** 189–200.

GALENKO, E. P. 1983: Phytoklima und energetische Faktoren der Produktion bei Nadelwäldern des europäischen Nordens. – 128 pp. «Nauka», Leningrad (in Russisch).

GAMS, H. 1927: Von den Follatères zur Dent de Morcles. – Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **15,** 760 pp. Zürich.

GAMS, H. 1961: Die Pflanzenwelt. In Landes- u. Volksk. Vorarlberg Bd. I, 135–172 (Innsbruck 1961).

GARMS, H. 1977: Fauna Europas. Westermann Verlag, Braunschweig.

GAVRILOV, K. A. und KARPOV, V. G. 1962: Wald- und Bodentypen im nördlichen Wologda-Gebiet. Arb. Wald- u. Holzinstitut der Akad. d. Wiss. **52,** 5–118. Moskau-Leningrad (in Russisch).

GERASIMOV, I. P. und LAVRENKO, E. M. 1952: Grundzüge der natürlichen Verhältnisse der Mongolischen Volksrepublik. Ber. Akad. Wiss. USSR, Geogr. Ser. **1,** 27–48 (in Russisch).

GERZY, W. W. 1965: Die Veränderungen des natürlichen Waldsteppenkomplexes vom Wald zur Steppe über den Rain. – Arbeit des Zentr. Schwarzerde-Naturschutzparks **8,** 291 bis 332. Voronezh (in Russisch).

GIGON, A. 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. – Veröff. Geobot. Institut ETH, Stift. Rübel Heft 48, 159 pp. Zürich.

GIMINGHAM, C. H. 1972: Ecology of heathlands. 300 pp. Chapman and Hall, London.

GJAEREVOLL, O. 1956: The plant communities of the Scandinavian alpine snow beds. K. Norske Vidensk. Selskeb. Skrift., Trondheim.

GLADYZHEV, A. I. 1969: Quantitative characterization of the biological productivity of a reed community in the floodplain of the middle Amu-Dar'ya. Izv. Akad. Nauk Turkm. S.S.R., Ser. Biol. Nauk (Ashkhabad), **4,** 68–71 (in Russian).

GLAGOLYEVA, T. A. 1962: Photosynthesis of plants in the upper alpine belt of East Pamir. Bot. Zh., **47,** 11 (in Russian).

GLAZOV, M. V. 1979: Structure and patterns of functioning of the spruce forest biota in Valdai southern taiga. – pp. 10–29. In: ISAKOV, J. A. and BAZILEVICH, N. I. (eds.): Organization of spruce ecosystems in Southern Taiga (in Russian).

GLAZOV, M. V. and CHERNYSHEV, H. V. 1979: Spruce seed-productivity and role of animal activity in reproductive cycle of spruce. pp. 131–157. In: ISAKOV, J. A. and BAZILEVICH, N. I. (eds.): Organization of spruce ecosystems in Southern Taiga (in Russian).

GLAZOV, M. V., TISHKOV, A. A. and MACRIDIN, A. I. 1979: Influence of phytophagous on green mass production pp. 105–130. In: ISAKOV, J. A. and BAZILEVICH, N. I. (eds.): Organization of spruce ecosystems in Southern Taiga (in Russian).

GLINKA, K. D. 1914: Die Typen der Bodenbildung. 215 pp. Berlin.

GLINKA, K. D. 1923: Die Böden Rußlands und der angrenzenden Länder (in Russisch).

GÖKÇEOĞLU, M. and REHDER, H. 1977: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. Oecologia (Berl.) **28,** 317–331.

GÖTTLICH, K. H. (Hrsg.) 1980: Moor- und Torfkunde. 2. Aufl. 383 pp. Stuttgart.

GOLDSMITH, G. W. and SMITH, J. H. 1926: Some physico-chemical properties of spruce sap. Colorado College Publ. Sc. Ser. **13,** 13 ff.

GOLLERBAKH, M. M., NOVICHKOVA, L. N. and ZDOBNIKOVA, V. V. 1956: The algae of the takyry. In: KOVDA, V. A. (Editor), The Takyry of Western Turkmenistan and the Means of Their Agricultural Utilization. Nauka, Moscow, pp. 38–54 (in Russian).

GOLUBEV, V. N. 1978: Ecologo-biological characters of plants and plant communities of the Crimean Yaila. Proceed. Sate Nikita Bot. Gard. **74,** 5–74 (in Russian).

GORCHAKOVSKI, P. L. 1958: The vegetation of the Sablia mountain range of the Polar Ural. The vegetation of the Far North of the USSR and its utilisation (edit. TIKHOMIROV, B. A.), Vol. **3,** pp. 95–127. Moscou-Leningrad (in Russian).

GORCHAKOVSKI, P. L. 1966: Die Flora und Vegetation der Ural-Hochgebirge. 270 Seiten, Akad. Wiss., Ural-Abt., Arb. Biol. Inst., Lief. **48,** Swerdlowsk (in Russian).

GORCHAKOVSKI, P. L. 1968: Die Pflanzen der europäischen Breitlaubwälder an der Ostgrenze ihrer Verbreitung. 207 pp. Akad. d. Wiss., Ural. Abt., Biol. Inst., Lief. **59.** Swerdlowsk (in Russisch).

GORDYAGIN, A. 1930: Über die winterliche Transpiration einiger Holzgewächse Ostrußlands. Beih. Bot. Zbl. **46,** (I), 93–118.

GORDYAGIN, A. Ya. 1892: Bemerkungen über dem Bodenbilde Tätigkeit der Ameisen. Naturwiss. Ges. d. Univ. Kazan Nr. 128 (in Russisch).

GORDEYEVA, T. K. and LARIN, I. B. 1965: Natural Vegetation of the Pre-Caspian Semi-Desert as a Grazing Basis for Livestock. Bot. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R. Nauka, Moscow, Leningrad, 160 pp. (in Russian).

GORYSHINA, T. K. 1969: Frühlingsephemeroide der Waldsteppen-Eichenwälder. – 232 pp. Verlag der Leningrader Universität (in Russisch).

GORYSHINA, T. K. 1972: Recherches écophysiologiques sur les plantes éphéméroides printanières dans les chênaies de la zone forêt-steppe de la Russie Centrale. – Oecol. Plant. **7,** 241–258.

GRANDTNER, M. M. et GERVAIS, C. 1985: Extrême précocité et conditions thermiques du dévelopment apical et floral chez *Claytonia caroliniana* var. *caroliniana*. – Canad. J. of Botany **63,** 1516–1520.

GREB, H. 1957: Der Einfluß tiefer Temperaturen auf die Wasser- und Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung für das «Xeromorphieproblem». Planta **48,** 523–563.

GRIBOVA, S. A., ISACHENKO, T. I., LAVRENKO, E. M. 1980: Vegetation des europäischen Teiles der USSR. 426 pp. (mit vielen Karten). Nauka, Leningrad.

GRIGORYEV, JU. S. 1955: Vergleichende ökologische Untersuchungen der Xerophilisation der Höheren Pflanzen. Akad. d. Wiss. Leningrad. (in Russisch).

GROSINA, H. 1985: Vorstudie für das Forschungsobjekt «Ökosystemstudie Donaustau». – Ver. Österr. MaB-Programm., Bd. **11,** 240 pp. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.

GROSPIETSCH, TH. 1980: Rhizopoden in der Moorforschung, pp. 38–46. In: GÖTTLICH, K. H. (Hrsg.).

GRUBOV, V. I. 1972: The relation between the floras of Central Asia and Eastern Asia. Akad. Nauk, S.S.S.R., Komarov, Lektsii. (Leningrad), **24,** 86–93 (in Russian).

GRUBOV, V. I. (Hrsg.) 1980: Die Vegetation der Flußauen in der Mongolischen Volksrepublik, 283 pp. Nauka, Leningrad (in Russisch).

GRUNDMANN, B. 1984: Vergleichende ökologisch-faunistische Untersuchungen zur terricolen Käferfauna der Pflanzengesellschaften eines regenerierenden Hochmoores. Dipl. Arb. Univ. Bielefeld 198 pp.

GRZIMEK, B. 1979: Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreichs in 13 Bänden. Bd. **12 + 13,** München.

GULISASHVILI, V. Z., MAKHATADZE, L. B. und PRILIPKO, L. I. 1975: Vegetation des Kaukasus, 233 pp. Nauka, Moskva.

GUNNLAUGSDOTTIR, E. 1985: Composition and dynamic status of heathland communities in Iceland in relation to recovery measures, 84 pp. Acta Phytogeogr. Suecica **75** (Uppsala).

HAAS, W. 1967: Stoffliche Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern der Blutbuche (*Fagus sylvatica* L. var. *atropunicea*). Dissertation, Bonn.

HÄMET-AHTI, L. 1980: The boreal zone and its biotic subdivision. Fennia, **159,** 69–75 (mit Karte).

HÄMET-AHTI, L. 1983: Human impact on closed boreal forest (Taiga), pp. 201–211. In: HOLZNER, W., WERGER, M. J. A. and IKUSIMA, I. (eds.). Man's impact on vegetation, 370 pp. Dr. W. Junk-Publ. The Hague.

HAHN, J. 1983: Die frühe Mittelsteinzeit. In: MÜLLER-BECK, H. Urgeschichte in Baden-Württemberg. Konrad Theiss Verlag, Stuttgart.

HAUSRATH, H. 1911: Der deutsche Wald. Aus Natur und Geisteswelt Nr. 153.

HAVAS, P. 1971: The water economy of the bilberry *(Vaccinium myrtillus)* under winter conditions. Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. **8,** 41–52.

HAVAS, P. 1981: On the primary production of the Northern spruce forest. pp. 53–74. In: FREY, T. (ed.). Structure and ecology of the temperate forest ecosystems. – Acad. Sci. Estonia SSR, Com. for IBP, Tartu.

HENNING, I. 1972: Die dreidimensionale Vegetationsanordnung in Kaukasien. Erdwiss. Forschung **4,** 182–204, Wiesbaden.

HERSCHELER, K. und KUHN, E. 1949: Die Tierwelt. In: TSCHUMI, O., Urgeschichte der Schweiz. Bd. I Verlag Huber & Co, Frauenfeld, Schweiz.

HESSELMAN, H. 1904: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. Bot. Zbl. **17,** 311–460.

HESSELMAN, H. 1917: Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht. – Medd. Stat Skogsförs. Anst. **21,** 297–527.

HESSELMAN, H. 1927: Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumusdecke für die erste Entwicklung der Kiefern- und Fichtenpflanze. – Medd. Stat Skogsförs. Anst. **23,** 337–432.

HILBIG, W., HELMECKE, K. und DORN, M. 1983: Ergebnisse geobotanischer, mikroklimatischer und ökofaunistischer Untersuchungen eines Transektes am Südufer des Drog-nuur (Mongolische Volksrepublik). Archiv f. Naturschutz und Landschaftsforschung **23,** 133–150.

HILBIG, W. und KNAPP, H. D. 1983: Vegetationsmosaik und Florenelemente an der Wald-Steppen-Grenze im Chentej-Gebirge (Mongolei). Flora **174,** 1–89.

HOBBS, R. J., MALLIK, A. U. and GIMINGHAM, C. H. 1984: Studies on fire in Scottish heathland communities. J. of Ecol. **72,** 963–976.

HOCK, A. E. 1941: Root habitat of certain plants of the foothills and alpine belts of Rocky Mts.-National Park. Ecol. Monogr. **11,** 327–345.

HOFMANN, W. 1968: Geobotanische Untersuchungen in Südost-Spitzbergen im Jahre 1960. 83 Seiten, Wiesbaden.

HOLTMEIER, F.-K. 1967: Die Waldgrenze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. 163 pp. Dissertation Bonn.

HOLTMEIER, F.-K. 1967 a: Die Verbreitung der Holzarten im Oberengadin unter dem Einfluß des Menschen und des Lokalklimas. Erdkunde (Bonn) **21,** 249–258.

HOLTMEIER, F.-K. 1971: Der Einfluß der orographischen Situation auf die Windverhältnisse im Spiegel der Vegetation. Erdkunde (Bonn) **25,** 178–195 (mit Karte).

HOLTMEIER, F.-K. 1985: Die klimatische Waldgrenze – Linie oder Übergangssaum (Ökoton)? Erdkunde **39,** 271–285.

HORST, K. 1964: Klima und Bodenfaktoren in Zwergstrauch- und Waldgesellschaften des Naturschutzparks Lüneburger Heide. Naturschutz und Landschaftspfl. in Niedersachsen, Heft **2.**

HORVAT, I., GLAVAČ, V. und ELLENBERG, H. 1974:

Vegetation Südosteuropas. 768 pp. Geobotanica selecta Bd. IV. Stuttgart.
HUBER, B. 1956: Die Saftströme der Pflanzen. Verständliche Wissenschaft. Bd. **38,** Freiburg i. Br.
HUFNAGL, H. und PUZYR, H. 1980: Grundlagen des Waldbaus. 186 pp. Wien.
HUZULAK, J. 1979: The xylem pressure-potential of shrub species in an oak-hornbean forest. Biologia Plantarum (Praha) **21,** 9–14.
IKONNIKOV, S. S. 1963: Key to the Plants of the Pamir. Akad. Nauk Tadzhik. S.S.R., Dushanbe, 282 pp. (in Russian).
IMPENS, I. and SCHALCK, J. 1964: Daily trunk diameter changes of a *Pirus malus* in relation to cyclic environmental factors. Meddel. Labor. Plantecologie Nr. 8. Gent. I. Arch. f. Meteorol. Geoph. u. Bioklim. **13,** 400–403.
ISAKOV, JU. A. and BASILEVICH, N. I. 1979: Organization of spruce ecosystems in Southern Taiga. 220 pp. Inst. f. Geographie der Akad. d. Wiss. der USSR, Moskau (in Russisch).
ISMAILOVA, N. N. 1963: Water and temperature conditions in the soil and transpiration of plants in the alpine belt of Pamir. Tr. Pamirsk. Biol. Stantsii, **1,** 172–180 (in Russian).
ISMAILOVA, N. N. 1965: Transpiration intensity of high-mountain plants in relation to the altitude of the biotopes. Probl. Bot., **7,** 205–212 (in Russian).
ISMAILOVA, N. N. 1974: Transpiration and water loss of the plant communities in Eastern Pamir. Ekologiya, **1,** 95–97 (in Russian).
ISMAILOVA, N. N. and LITVINOVA, N. P. 1972: Water regime and productivity of main dominant plants of the high-mountain deserts (Eastern Pamir). In: RODIN, L. E. (Editor), Internationales Symposium U.S.S.R.: Eco-Physiological Foundations of Ecosystem Productivity in Arid Zones. Nauka, Leningrad, pp. 76–79.
ISMAILOVA, N. N., LADYGINA, G. M., LITVINOVA, N. P. and STESHENKO, A. P. 1975: East Pamir. In: Resources of the Biosphere, 1. Nauka, Leningrad, pp. 181–186 (in Russian).
IVANOFF, L. 1924: Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter I und II. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **42,** 44–49 und 210–224.
IVERSEN, J. 1964: Retrogressive vegetational succession in the postglacial. J. Ecol. **52** (suppl.) 59–70.
JAHNEL, H. 1959: Über die Frostresistenz bei Waldbäumen. Arch. f. Forstwesen **8,** 697–725.
JEGOROVA, S. U. and LAVROVA, V. A. 1982: Mikroflora und die Aktivität der Stickstoffbinder in den Böden der natürlichen und sekundären Waldtypen, pp. 211–219. In: RYSIN, L. P. (Hrsg.): Wälder des westlichen Moskau-Gebietes (in Russisch).
JONES, H. E. and ETHERINGTON, J. R. 1971: The survival of *Erica cinerea* L. and *E. tetralix* L. and its apparent relationship to iron and manganese uptake in waterlogged soil. – J. Ecol. **58,** 487–496, **59,** 167–178 und 583–591.
KAESTNER, A. 1959: Lehrbuch der speziellen Zoologie. 1. Teil Wirbellose. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
KALININA, A. V., 1954: Stationary investigation of the pastures in the Mongolian People's Republic. Tr. Mongolsk. Komm., **60.** 128 (in Russian).
KANDLER, O., DOVER, C. und ZIEGLER, P. 1979: Kälteresistenz der Fichten: I. Steuerung von Kälteresistenz, Kohlehydrat- und Proteinstoffwechsel durch Photoperiode und Temperatur. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **92,** 225–241.
KANTRUD, H. A. and KOLOGISKI, R. L. 1983: Avian association of northern Great Plains grasslands. J. of Biogeography **10,** 331–350.
KAPPEN, L. 1964: Untersuchungen über den Jahresablauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). Flora **155,** 123–166.
KAPPEN, L. 1965: Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trokkenheit. Flora **156,** 101–115.
KAPPEN, L. 1983: Anpassungen von Pflanzen an kalte Extremstandorte. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **96,** 87–101.
KAPPEN, L. and FRIEDMANN, E. I. 1983: Ecophysiology of lichens in the dry valleys of Southern Victoria Land, Antarctica II. Polar Biol. **1,** 227–232.
KARANDINA, N. S. 1954: Distribution of root systems of certain plant associations of the tundra of Chibin. Bot. Zhurn. **39,** 809–918 (in Russisch).
KARPATI, I. and KARPATI, V. 1962: The periodic rhythm of the flood-plain forests in the flood area of the Danube between Vàc and Budapest in 1960. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **8,** 59–92.
KARPATI, V. 1963: Die zönologischen und ökologischen Verhältnisse der Wasservegetation des Donau-Überschwemmungsraumes in Ungarn. Acta Bot. Acad. Sci. Hungar. **9,** 323–385.
KARPATI, I. und V., VARGAST, G. 1965: Periodische Dynamik der zum Agropyro-Rumicion crispi gehörenden Gesellschaften des Donau-Überschwemmungsgebietes zwischen Vác und Budapest im Jahre 1963. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **11,** 165–196.
KARPOV, V. G. 1958: Einige Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen der Konkurrenz in den Wäldern der Steppen- und Taigazonen im europäischen Teil der USSR. Tagung der USSR-Botanischen Gesellschaft Mai 1957, Vortragsthemen IV, Sekt. 2 Flora und Vegetation, pp. 72–77, Akad. d. Wiss., Leningrad (in Russisch).
KARPOV, V. G., Hrsg. 1973: Struktur und Produktivität von Fichtenwäldern der südlichen Taiga. 312 Seiten, Botan. Inst., Akad. Wiss. USSR, Leningrad (in Russisch).
KARPOV, V. G. 1973: Struktur und Sukzession der Fichtenwälder vom borealen und nemoralen Typus in experimenteller Sicht. Problems of biogeocenology, geobotany and plant geography. Acad. Sc. USSR, Leningrad, pp. 88–102 (in Russisch).
KARPOV, V. G. 1983: Regulation factors of spruce

forest ecosystem, 317 pp. «Nauka» Leningrad (in Russisch).

KAS, V. 1966: Mikroorganismen im Boden. Neue Brehm-Bücherei 361. 208 pp. Wittenberg.

KASANSKAYA, N. S., SOBOLEVA, T. K. and TISHKOV, A. A. 1979: Natural spruce forest regeneration in spruce forest of Valdai region. pp. 158–175. In: ISAKOV, JU. A. and BAZILEVICH, N. I. (eds.): Organization of spruce ecosystems in Southern Taiga.

KATZ, N. 1930: Über die Typen der Moore der westsibirischen Niederung und ihre geographische Zonation. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **48,** 13–25.

KEINATH, W. 1951: Orts- und Flurnamen in Württemberg. Verlag Schwäbischer Albverein, Stuttgart.

KELLER, B. A. 1921: Die Steppen des Zentralen Schwarzerde-Gebietes. Moskau-Leningrad (in Russisch).

KELLER, B. 1925 Halophyten und Xerophyten-Studien. J. Ecology **13,** 224 ff.

KELLER, B. A. 1925/26: Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten. Z. Bot., **18,** 113–117.

KELLER, B. A. 1927: Die Halbwüste bei Krasnoarmeysk (Sarepta). In: Vegetationsbilder, Series 18, Heft IV. Fischer, Jena.

KELLER, B. A. 1928: Die Vegetation der Salzböden in der großen Halbwüste des Bundes d. S.S.R. In: Vegetationsbilder, Series 18, Heft VIII. Fischer, Jena.

KELLER, B. A. 1930: Die Erdflechten und Cyanophyceen am unteren Lauf der Wolga und des Ural. In: Vegetationsbilder, Series 20, Heft VIII. Fischer, Jena.

KELLER, B. A. 1931: Die Steppen des Zentralen Schwarzerde-Gebietes. Moskau-Leningrad (in Russisch).

KELLER, B. A. (Editor) 1936: The Vegetation of the Pre-Caspian Lowland Between the River Volga and Ural, I. Akad. Nauk S.S.S.R., Moscow, Leningrad, 295 pp. (With contributions by KELLER, B. A., NOVIKOV, G. N. and LEISLE, F. F.; in Russian).

KELLETAT, D. 1972: Zum Problem der Abgrenzung und ökologischen Differenzierung des Hochgebirges in Schottland. In: TROLL, C. (Hrsg.): Erdwiss. Forsch IV, 100–130.

KERBAYEV, B. B. 1964: The Jangil vegetation in the Amu-Dar'ya floodplains. Tr. Inst. Biol. Ashkhabad, **1,** 22–74 (in Russian).

KERNEY, M. P. and CAMERON, R. A. D. 1979: A Field Guide to the Land Snails of Great Britain and North-west Europe. Collins, London.

KESTEMONT, P. 1971: Recherches sur l'écosystème forêt. Serie F: Les taillis simples de l'Ardenne. – Contribution 1. Bull. de Soc. r. de bot. de Belgique, **104,** 91–113.

KESTEMONT, P. 1971 a: Productivité primaire des taillis simples et concept de nécromasse. Productivité des écosystèmes forestiers. – Contribution 2. Bull de Soc. r. de bot. de Belgique, **104.**

KESTEMONT, P. 1972: Recherches sur l'écosystème forêt. Serie F. Supplément d'informations: Production ligneuse et foliaire de rejets âgés de deux ans. Contribution 4. Bull. Soc. r. bot. de Belgique **105,** 169–181.

KHRAMOV, A. A. und VALUZKI, V. I. 1977: Wald- und Moor-Phytozönosen des östlichen Vasyugan-Gebiets. 221 pp. Nauka-Sibirische Abt., Nowosibirsk.

KINZEL, H. und HORAK, O. 1968: Zur vergleichenden Physiologie der vikariierenden Ericaceen. Öster. Bot. Z. **116,** 112–118.

KLEOPOV, JU. D. 1933: Über das Alter der Relikte der Ukraine. – Chetvertynnyi Period 4. Kiew (in Russisch).

KLEOPOV, JU. D. 1941: Florenanalyse der Breitlaubwälder von Osteuropa. 468 pp., Dissertations-Manuskript, Universität Charkow (in Russisch).

KLEOPOV, JU. D. 1941 a: Die periglazialen Steppen des europäischen Teiles der USSR. Uchonye Zapiski Nr. 22, Kharkov (in Russisch).

KLEOPOV, JU. D. 1943: Vegetationskarte der Ukraine (1 : 1 Mill.). Kiew (nicht veröffentlicht).

KLEOPOV, JU. D. und LAVRENKO, E. M. 1938: Erläuterungen zur Vegetationskarte der Ukraine (ukrainisch).

KLÖTZLI, F. 1975: Ökologische Besonderheiten *Pinus*-reicher Waldgesellschaften. – Schweiz. Zeitschr. Forstwesen **126,** 672–710.

KLÖTZLI, F. 1975 a: Edellaubwälder im Bereich der südlichen Nadelwälder Schwedens. Ber. Geob. Inst. ETH (Rübel) **43,** 23–53.

KLÖTZLI, F. 1975 b: Zum Standort von Edellaubwäldern im Bereich des südlichen borealen Nadelwaldes. Mitt. Eidgen. Anst. forst. Versuchswesen **51,** 49–64.

KLÖTZLI, F. 1976: Grenzen von Laubwäldern in Europa. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **89,** 371–380.

KNAPP, H. D. 1985: Mediterrane Elemente in der Orchideenflora der Krim (UdSSR). Flora **176,** 245–287.

KOBERG, H. 1966: Düngung und Mykorrhiza. Ein Gefäßversuch mit Kiefern. Forstwiss. Zbl. **85,** 321–384.

KÖNIG, C. 1969: Wildlebende Säugetiere Europas. Chr. Belser Verlag Stuttgart.

KÖRNER, CH. 1982: CO_2-exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. – Oecologia (Berl.) **53,** 98–104.

KÖRNER, CH. 1984: Auswirkung von Mineraldünger auf alpine Zwergsträucher. Verh. Gesellsch. f. Ökologie **12,** 123–136.

KÖRNER, CH. and MAYR, R. 1980: Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 metres above sea level. 21. Symposium of the Brit. Ecolog. Soc. Edinburgh 26.–30. March 1979, 205–218.

KOJIĆ, M. 1964 a: Über den Transpirationskoeffizienten der Frühjahrsgeophyten. Flora **154,** 212–214.

KOJIĆ, M. 1964 b: Der Assimilationshaushalt einiger Zwiebelpflanzen unter Laboratoriums- und feldmä-

ßigen Bedingungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **77,** 313–316.

Kojić, M. 1966: Über die Wasserbilanz und Stoffproduktion bei Frühjahrsgeophyten. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **79,** 188–197.

Kokina, S. L. 1935: Water-economy and inner factors of resistance in plants of the sand desert Kara-Kum. Probl. Rasteniyevod. Osvoyeniye Pustyn. **4,** 99–196 (in Russian).

Kol, E. and Eurola, S. 1974: Red snow algae from Spitzbergen. Astarte **7,** 61–66.

Komarov, B. 1978: Die Vernichtung der Natur. 209 pp. Posser-Verlag V. Gorachek K. G. Frankfurt/Main.

Korchagin, A. A. 1940: Die Vegetation der nördlichen Hälfte des Petschora-Ylytsch-Naturschutzgebiets. 416 Seiten mit Karte. Arb. Petsch.-Ylytsch-Naturschgbt., Lief. 2, Moskau (in Russisch).

Koroleva, A. S. 1958: Sketch of the vegetation on the central south slope of the Gissar Mountains. Tr. Tadzhik. Otdel. Akad. Nauk S.S.S.R. **8,** 1–140 (in Russian).

Korol'kova, G. E. and Korneyeva, T. M. 1982: Vögel und Säugetiere. – pp. 192–211. In: Rysin, L. P. (Hrsg.) Wälder des westlichen Moskau-Gebiets (in Russisch).

Korovin, E. P. 1961/1962: Die Vegetation Mittelasiens und Südkasachstans. Bd. I 452 Seiten, Bd. II 577 Seiten, 2. Aufl., Taschkent (in Russisch).

Korovin, E. P. 1961/62: Vegetation of Middle Asia and Southern Kazakhstan. Tashkent, 2nd ed., Vol. I: 452 pp.; vol. II: 577 pp. (in Russian).

Kovda, V. A. 1956: The takyry of Western Turkmenistan and the means of their agricultural utilisation, 736 pp. Nauk, Moskow (in Russisch).

Krauklis, A. A. 1975: Lokale geographische Struktur der Taiga im Angara-Gebiet. Ber. Geogr. Inst. Sibirien u. Fern. Osten (Irkutsk) **41,** 3–16 (in Russisch).

Krausch, H.-D. 1965: Vegetationskundliche Beobachtungen im Donaudelta. Limnologica (Berlin **3,** 271–313.

Krause, W. 1950: Über Keimung und Jugendwachstum im Hinblick auf die Entwicklung der Pflanzendecke. Planta **38,** 132–156.

Kronfuss, H. 1967: Schneelage und Ausaperung an der Waldgrenze. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt (Wien) **75,** 207–241.

Kronfuss, H. 1972: Kleinklimatische Vergleichsmessungen an zwei subalpinen Standorten. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanstalt (Wien) **96,** 159–176.

Kubiena, W. L. 1948: Entwicklungslehre des Bodens. 215 pp. Wien.

Kullman, L. 1979: Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes. Acta Phytogeographica Suecica Nr. 65.

Kultiasov, I. M. 1955: Besonderheiten der Ökologie der Hochgebirgspflanzen des Westlichen Tyanshans, 127 Seiten. Akad. d. Wiss. USSR, Moskau (in Russisch).

Kuminova, A. V. 1960: The vegetation of the Altai, 450 pp. Acad. Sc. USSR, Sibirian Branch, Novosibirsk (in Russisch).

Kunin, V. N. (Editor) 1955: Description of the Nature of the Kara-Kum Region. Akad. Nauk S.S.S.R., Geogr. Inst., Moscow, 407 pp. (in Russian).

Kunin, V. N. 1969: Soviet Union: Turkmenistan. Mysl, Moscow, 277 pp. (in Russian).

Kuprevich, W. F., Grigoryev, Ju. S. und Viskovskaya, E. K. 1949: Der Wasserhaushalt einiger Arten der Gattung *Cousinia* des Pamir-Alai. – Bot. Zhurn. **34,** 16–33 (in Russisch).

Laasimer (ed.) 1975: Some aspects of botanical research in the Estoniàn S.S.R. 236 pp. Acad. of Sci. of the Estonia SSR, Tartu.

Lache, D.-W. 1976: Umweltbedingungen von Binnendünen- und Heidegesellschaften im Nordwesten Mitteleuropas. 96 pp. Scripta Geobotanica, Bd. **11.** Göttingen.

Ladygina, G. M. und Litvinova, N. P. 1966: Die Dynamik der Pflanzengesellschaften in den Hochgebirgsregionen des Pamir. – Bot. Zhurn. **51,** 792–800 (in Russisch).

Ladygina, G. M. and Litvinova, N. P. 1971: Productivity of above-ground and below-ground phytomass of some high-mountain plant communities in Pamir. In: Rodin, L. E. and Smirnov, N. N. (Editors), Biological Productivity and Mineral Cycling. Nauka, Leningrad, pp. 150–156 (in Russian).

Ladygina, G. M. and Litvinova, N. P. 1974: Productivity of some meadow communities in the Eastern Pamir. Probl. Bot. **12,** 275–285 (in Russian).

Landolt, E. 1967: Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. Bot. Jb. **86,** 463–480.

Landolt, E. 1977: Besiedlungen zwischen Vegetation und Umwelt in den Alpen. p. 27–44. In: Natur und Mensch im Alpenraum, Graz.

Lange, O. L. 1965: Der CO_2-Gaswechsel der Flechten bei tiefen Temperaturen. Planta (Berlin) **64,** 1–19.

Lange, O. L. und Schulze, E.-D. 1966: Untersuchungen über die Dickenentwicklung der kutikularen Zellwandschichten bei Fichtennadeln. Forstwiss. Zbl. **85,** 27–38.

Lapo, A. V. 1979: Spuren gewesener Biosphären. 174 pp. Verlag Snaniye. Moskau (in Russisch).

Lapo, A. V. 1982: Biosphäre der Erde, ihre Grenzen und Ökohorizonte. pp. 43–49. Akad. d. Wiss. Lithologisches Institut. Nauka, Moskau (in Russisch).

Larcher, W. 1957: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide. Veröff. Ferdinand. Innsbruck **37,** 49–81.

Larcher, W. 1963: Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. Ber. Naturw.-med. Ver. Innsbruck **53,** 125–137.

Larcher, W. 1969: The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees, Photosynthetica **3,** 167–198.

Larcher, W. 1977: Ergebnisse des IPB-Projekts

«Zwergstrauchheide Patscherkofel». Produktivität und Überlebensstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge. Sitz. ber. Österr. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. Abt. I, **186,** 301–386, Wien.

Larcher, W. 1980: Ökologie der Pflanzen. 399 pp. 3. Aufl. UTB 232. Stuttgart. 4. Aufl. 1984.

Larcher, W. 1985: Kälte und Frost. Handbuch der Pflanzenkrankheiten (Begr. P. Sorauer) Bd. 1, (5), 7. Aufl. pp. 107–320. Parey Berlin.

Larcher, W. and Bauer, H. 1981: Ecological significance of resistance to low temperature. In: Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 12 A, pp. 403–437.

Larcher, W. und Wagner, J. 1976: Temperaturgrenzen der CO_2-Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand. – Oecol. Plant. **11,** 361–374.

Larcher, W. und Wagner, J. 1983: Ökologischer Zeigerwert und physiologische Konstitution von *Sempervivum montanum.* – Verhandl. Ges. Ökologie, Bd. **XI,** pp. 253–264.

Lashchinski, N. N. 1981: Struktur und Dynamik der Kiefernwälder an der unteren Angara. 270 pp. «Nauka» Nowosibirsk (in Russisch).

Latter, P. M. and Cragg, J. B. 1967: The decomposition of *Juncus squarrosus* leaves and microbiological changes in the profile of *Juncus* moor. J. Ecol. **55,** 465–482.

Lauscher, F. 1976–1977: Ergebnisse der Beobachtungen an den nordchilenischen Hochgebirgsstationen Collahuasr und Chuquimata. Jb. Sonnblick-Ver. pp. 43–66.

Lauscher, F. 1978: Eine neue Analyse von Hilding Köhlers Messungen der Schneeverdunstung auf dem Haldde-Observatorium aus dem Winter 1920/1921. Arch. Met. Geoph. Biokl., Ser. B **26,** 193–198.

Lauscher, F. 1980: Klima, Klimaschwankungen und phänologischer Jahresverlauf am Europäischen Nordkap. Mitt. Österreich. Geogr. Ges. **122** (II), 193–220.

Lauscher, A. u. F. 1974–1975: Zur Berechnung der Schneeverdunstung auf dem Sonnblick 72–73. Jahresber. des Sonnblick-Ver., pp. 3–25.

Lauscher, A. u. F. 1978–1980: Vom Schneeklima der Ostalpen. Nach Beobachtungen von 38 Höhenstationen in Österreich 1946 bis 1979. Jahresber. des Sonnblick-Ver. 15–23.

Lauterborn, R. 1916–1918: Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. Wiss. Math. Nat. Klassen, Abt. 3, 1–3.

Lavrenko, E. M. 1952: Mikrokomplexe und Mikromosaik der Pflanzendecke der Steppe als Folge der Lebenstätigkeit der Tiere und Pflanzen. – Arb. d. Botan. Instituts d. Akad. d. Wiss. Leningrad, Ser. III (Geobotanik) **8,** 40–70 (in Russisch)

Lavrenko, E. M. 1966: Botanical geological observations in the deserts of the Kansu Corridor and on the north slope of the Nan-Shan Mountains. Bot. Zh., **51,** 1816–1823 (in Russian).

Lavrenko, E. M. (Hrsg.) 1984: Trockene Steppen der Mongolischen Volksrepublik und natürliche Bedingungen im Gebiet Somon Undzhul. In: Biolog. Resoursen u. Naturbedrohungen der Mongol. Volksrepublik, Bd. **22,** 167 pp. (in Russisch).

Lavrenko, E. M. und Dokhman, G. I. 1933: Vegetation der Steppen von Starobyelsk, 110 pp. (in Ukrainisch).

Lieth, H. 1958: Grenze und Anwendungsmöglichkeit der kolometrischen CO_2-Bestimmung. Planta (Berlin) **51,** 705–721.

Lieth, H. 1961: Ökologische Notizen von den Frostbuckeln der Mo-Vegetation im nordöstlichen Island. Flora **150,** 166–169.

Liss, O. L., Beresina, N. A., Kolikova, G. G., Predtechenski, A. B. und Skobeyeva, E. I. 1975: Prinzipien der Typologie der Torfmoore des zentralen Teiles der Westsibirischen Niederung und ihre Gliederung. pp. 60–88. In: Popov, A. I. und Trofimov (Hrsg.). Natürliche Bedingungen von Westsibirien, Lief. 5, Verlag der Moskauer Universität 1975 (in Russisch).

Liss, O. L. und Beresina, N. A. 1976: Entstehung und Entwicklung der Moore des zentralen Teils der Westsibirischen Niederung. – Vestnik Moskowskogo Universiteta. Biologia, Pochvovedenije, Nr. **6,** 62–68 (in Russisch).

Litvinov, M. A. 1956: Biocoenoses of microscopic soil fungi of takyry. In: Kovda, V. A. (ed.) pp. 55–74 (in Russisch).

Litvinova, M. A. and Ismailova, N. N. 1968: Annual above ground shoots and the transpiration of *Ceratoides* communities in Pamir. Izv. Otd. Biol. Akad. Nauk Tadzhik. S.S.R. **4,** 29–34 (in Russian).

Lösch, R., Kappen, L. and Wolf, A. 1983: Productivity and temperature biology of two snowbed bryophytes. Polar Biol. **1,** 243–248.

Lötschert, W. 1962: Beiträge zur Ökologie der subatlantischen Zwergstrauchheide NW-Deutschlands. – Beitr. Biol. d. Pfl. **37,** 331–410.

Loewe, F. 1966: Das Inlandeis Grönlands. Umschau, Heft **16,** 532–538.

Lovelius, N. V. 1979: Die Veränderlichkeit des Zuwachses der Bäume. Dendroindikation der natürlichen Vorgänge und der anthropogenen Einwirkungen, 230 pp. Verlag Nauka in Leningrad (in Russisch).

Lüdi, W. (Hrsg.) 1952: Die Pflanzenwelt Irlands. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Heft **25,** Zürich.

Lüdi, W. (Hrsg.) 1956: Die Pflanzenwelt Spaniens I und II. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, H. **31,** Zürich.

Lukicmeva, A. N. 1972: Nordtaiga-Vegetation der sibirischen Hochebene, 52 pp. Akad. Wiss. USSR, Bot. Inst., Leningrad (in Russian).

Lundqvist, G. 1944: De Svenska Fjällens natur. Stockholm.

Lyr, H., Hoffmann, G. und Engel, W. 1964: Über den Einfluß unterschiedlicher Beschattung auf die

Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume II. Flora **155,** 305–330.

MACK, R. N. and PYKE, D. A. 1983: The demography of *Bromus tectorum*: Variation in time and space. J. Ecol. **71,** 69–83.

MAGNUSSON, A. H. 1940: Lichens from Central Asia. Rep. Scient. Exped. North-Western Prov. of China (Sven Hedin), Publ. 13. XI., Botany, I. Stockholm. 168 S., 1 Karte.

MAIR, B. 1968: Frosthärtegradienten entlang der Knospenfolge von Eschentrieben. Planta (Berlin) **82,** 164–169.

MAJER, A. 1981: Der eibenreiche Buchenwald von Bakany-Szentgál. Acta Bot. Acad. Sci., Hung. **27,** 53–101.

MALINOVSKY, K. A. 1975: Productivity of mountain communities of the U.S.S.R. Resursy Biosfery (Leningrad), **1,** 167–198 (in Russian).

MARTIN, K. 1986: Quantitativ-ökologische Untersuchungen zur Schneckenfauna unterschiedlich ausgeprägter Bachuferbereiche des mittleren Neckarraumes. – Dipl. Arbeit, Zool. Inst. Univ. Stuttgart-Hohenheim.

MATVEYEVA, N. V. 1979: Struktur der Pflanzendecke in der polaren Wüste der Halbinsel Taimyr (Kap Chelyuskin). pp. 5–27. In: ALEKSANDROVA, V. D. und MATVEYEVA, N. V. (Hrsg.) 1979.

MATVEYEVA, N. V. 1979: Flora und Vegetation in der Umgebung der Maria-Pronchistsheva-Bucht (nordöstlicher Taimyr). pp. 78–109. In: ALEKSANDROVA, V. D. und MATVEYEVA, N. V. (Hrsg.) 1979.

MAKSIMOV, N. A. 1923: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. Jb. wiss. Bot. **62,** 128–143.

MAKSIMOV, N. A. 1929: The plant in relation to water. London.

MAYER, H. 1974: Wälder des Ostalpenraums, 344 pp. Stuttgart.

MAYER, H. 1976: Zur Wiederherstellung und Erhaltung eines ökologischen Gleichgewichtes zwischen Wald und Wild im Gebirge – Ecosystems (XVI) IUFRO World-Congress, pp. 23–34.

MAYER, H. 1977 a: Wald und Naturschutz. – Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen (128) Nr. 7. pp. 513–526.

MAYER, H. 1977 b: Ökologie und Forstwirtschaft. Allg. Forstzeitung. Folge 6, 1–6.

MAYER, H. 1983–1984: Waldverwüstende Wildschäden. Bd. I, Häselgehr/Lechtal, 110 pp. – Bd. II, In Tirol, 73 pp. Inst. f. Waldbau, Universität f. Bodenkultur, Wien.

MAYER, H. 1984: Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. 3. Aufl., 514 pp. Stuttgart.

MEDWECKA-KORNAS, A. 1967: Ecosystem Studies in a beech forest and meadow in Ojców National Park Krakow (polnisch mit engl. Erläuterungen).

MELZER, L. I. 1984: Zonale Gliederung der Tundravegetation der westsibirischen Ebene. Vegetation Westsibiriens und ihre Kartierung. Akademie d. Wiss., sibirische Abb., Geogr. Institut, pp. 7–19 (in Russisch).

MEUSEL, H. 1952: Über die Elyneten der Allgäuer Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. **29,** 47–55.

MEYER, F. H. 1964: Neue Erkenntnisse über das Zusammenleben von Pilz und Baum. Die Umschau, H. 11, Frankfurt a. M.

MEYER, F. H. 1984: Mykologische Beobachtungen zum Baumsterben. Allgemeine Forst-Zeitschrift (10. März 1984) 9/10.

MEYER, F. H. 1985: Einfluß des Stickstoff-Faktors auf den Mykorrhizabesatz von Fichtensämlingen im Humus einer Waldschadensfläche. Allg. Forst-Zeitschrift (9. März 1985) 9/10, pp. 208–219.

MICHAELIS, P. 1932: Ökologische Studien an der Baumgrenze I. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **50,** 31–42.

MICHAELIS, P. 1934: Ökologische Studien an der Baumgrenze II–IV. Beih. Bot. Zbl. **52** B, 310–332 und Jb. wiss. Bot. **80,** 169–243 und 337–362.

MICHELSON, E. G. 1955 a: Dynamics of the vegetation of the Kelif-Uzboy. Tr. Repetekskoy Pestchano-Pustyn. Stantsii III. Akad. Nauk Turkmen. S.S.S.R., Ashkhabad. 75–140 (in Russian).

MICHELSON, E. G. 1955 b: Dynamics of the vegetation of the eastern Kara-Kum (Repetek). Tr. Repetekskoy Pestchano-Pustyn. Stantsii III. Akad. Nauk Turkmen. S.S.R., Ashkhabad, pp. 141–175 (in Russian).

MIDDENDORF, A. F. 1867: Reisen in den Norden und Osten Sibiriens. Teil 1, Abschn. 4: Die Vegetation Sibiriens. St. Petersburg (in Russisch).

MIEHE, G. (im Druck): The ecological law of «Relative Habit Constancy and Changing Biotop» as applied in multizonal high mountain-areas. Internat. Symp. of Mountain Vegetation 1986, Peking.

MIROSHNICHENKO, YU. M. 1975 a: Peculiarities of seasonal dynamics of productivity in phytocoenoses of the Afro-Asian arid area. Bot. Zhurn., **60,** 1164–1178 (in Russian).

MIROSHNICHENKO, YU. M. 1975 b: Root systems of trees and bushes and their ecology in the eastern Kara-Kum. Bot. Zhurn. **60,** 1776–1196 (in Russian).

MIROSHNICHENKO, YU. M. 1978: Besonderheiten des Gehalts an chemischen Elementen in den Wüstenpflanzen der Karakum. pp. 65–79. In: NECHAYEVA, N. T. und KAPLINA, V. G. (Hrsg.) (in Russisch).

MÖHRING, C. 1984: Die Netto-Primärproduktivität – ein Indikator für die Standortsqualität? Arbeitsber. Lehrst. Landschaftsökologie Münster (Inst. f. Geographie, Univ.) Heft 6, 119 pp.

MOLCHANOV, A. A. 1961: Der Wald und das Klima, 279 pp. Moskau (in Russisch).

MOLCHANOV, A. A. 1983: Ökophysiologische Untersuchung der Produktivität von Baumbeständen. 136 pp. «Nauka», Leningrad (in Russisch).

MÖLLER, A. 1922: Der Dauerwaldgedanke, sein Sinn und seine Bedeutung. Berlin.

MOSER, W., BRZOSKA, W., ZACHHUBER, K. und LARCHER, W. 1977: Ergebnisse des IBP-Projekts «Hoher Nebelkogel 3184 m». Sitz.-Ber. Österr. Akad. d. Wiss., Math-nat. Kl., Abt. I, **186,** 387–419.

MOTHES, K. 1932: Ernährung, Struktur und Transpiration. Biol. Zbl. **52,** 193–223.

MÜLLER-BECK, H. 1983: Urgeschichte in Baden-Württemberg. K. Theiss Verlag, Stuttgart.

MÜLLER-STOLL, W. R. 1935: Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaus. Z. f. Bot. **29,** 161–253.

MÜLLER-STOLL, W. R. 1947: Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Planta **35,** 225–251.

MÜLLER-STOLL, W. R. 1954: Beiträge zur Ökologie der Waldgrenze am Feldberg im Schwarzwald. Angew. Pflanzensoziol. **2,** 824–847 (Aichinger-Festschrift).

NECHAYEVA, N. T. 1954 a: The influence of grazing on Kara-Kum pasture-land as a basis for grazing rotation. Pustyn. S.S.S.R. Ikh Osvoyeniye, **2,** 303–369 (in Russian).

NECHAYEVA, N. T. 1954 b: Seeds stored in the soil of Kara-Kum pastures and the influence of grazing on the trampling of seeds into the soil. Pustyn. S.S.S.R. Ikh Osvoyeniye, **2,** 370–391 (in Russian).

NECHAYEVA, N. T. (Editor, with 14 collaborators) 1975: Biocoenoses of the Eastern Kara-Kum. Akad. Nauk Turkmen. S.S.R. (Exp. Station Repetek), Ashkhabad, 75 pp. (in Russian).

NECHAYEVA, N. T. (Hrsg.) 1979: Die Produktivität der Vegetation der Zentralen Karakum in Abhängigkeit von ihrer verschiedenen Nutzung. 255 pp. Nauka-Moskau (in Russisch).

NECHAYEVA, N. T. (Hrsg.) 1984: Resoursen der Wüsten-Biosphäre Mittelasiens und Kasakhstans, 192 pp. Nauka, Moskau (in Russisch).

NECHAYEVA, N. T. und KAPLINA, V. G. (Hrsg.) 1978: Biozönologische Untersuchungen in der östlichen Karakum-Wüste, 138 pp. Akad. d. Wiss. Turkmen SSR. Verl. Ylym, Ashkhabad (in Russisch).

NECHAYEVA, N. T., VASILEVSKAYA, V. K. and ANTONOVA, K. G. 1973: Life-forms of the Plants in the Karakum Desert. Akad. Nauk S.S.S.R., Nauka, Moscow, 243 pp. (in Russian).

NEISHTADT, M. I. 1977: The world largest peat basin, its commercial potentialities and protection. Internat. Peat Soc., Bulletin **8,** 37–43.

NEISHTADT, M. I. (Hsg.) 1977: Wissenschaftliche Voraussetzungen für die Nutzbarmachung der Moore Westsibiriens. 227 pp. Nauka – Moskau (in Russisch).

NIKLFELD, H. 1973: Natürliche Vegetation, Atlas der Donauländer. Österreichisches Ost- und Südostinstitut Wien.

NORDHAGEN, R. 1928: Die Flora und Vegetation des Sylenegebiets. Erschienen in: Norske Vidensk. Akad. Skrift. 1927.

NORIN, B. N. 1958: On the generative and vegetation production of trees in subarctic conditions. pp. 154–244. In: TIKHOMIROV, B. A. (ed.): Vegetation of the extrem North of USSR, Bd. **III,** Moskau-Leningrad (in Russisch).

NORIN, B. N. 1974: Some problems of studying interrelations of forest and tundra ecosystems. Bot. Zhurn. **59,** 1254–1269 (in Russisch).

NOVICHKOVA-IVANOVA, L. N. 1978: Algen-Synusien in der östlichen Karakum. pp. 80–93. In NECHAYEVA, N. T. und KAPLINA, V. G. (Hrsg.) (in Russisch).

OBRAZTSOVA, V. J. 1956: Winter transpiration in trees and shrubs under conditions of the Ukraine steppe region. Fisiol. Rast. **3,** 409–413 (in Russisch).

OLSEN, J. S., WATTS, J. A. and ALLISON, L. J. 1983: Carbon in live vegetation of major world ecosystems. 164 pp. (farbiger Weltkarte). Environmental Sciences Division, Publ. No. 1997. Oak Ridge National Laboratory. Tennessee, USA.

ORLOV, A. YA. 1951: Die dunklen Nadelwälder des nördlichen Kaukasus. 256 pp. Akad. Wiss. USSR, Moskva (in Russisch).

ORLOV, A. YA. und KOSHENIKOV, S. P. 1974: Bodenökologie der Kiefer. 201 pp. «Nauka», Moskau (in Russisch).

ORLOV, A. YA., KOSHELNIKOV, S. P., OSIPOV, V. V. und SOKOLOV, A. A. 1974: Typen der Waldbiozönosen in der südlichen Taiga. 226 pp. «Nauka», Moskau (in Russisch).

OVERBECK, F. 1950: Die Moore Niedersachsens. 2. Aufl. Bremen-Horn.

OVERBECK, F. 1975: Botanisch-geologische Moorkunde unter besonderer Berücksichtigung der Moore Nordwestdeutschlands als Quellen zur Vegetations-, Klima-, und Siedlungsgeschichte. 719 pp. Wachholtz, Neumünster.

OVINGTON, J. D. 1962: Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. Advances in Ecol. Res. **1,** 103–192.

OZENDA, P. 1985: La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. 331 pp. Masson, Paris.

OZENDA, P. (im Druck): Vegetation der Gesamt-Alpen mit Pyrenäen u. Karpaten.

PACZOSKI, J. 1928: La flore de la Forêt de Bialowieża. V-me Excurs. Phytogéograph. Internat. (V.I.P.E. 1928), 87 ps. Varsovie.

PACZOSKI, J. 1930: Die Waldtypen von Bialowieża. In PACZOSKI, J.: Lasy Bialowieży, pp. 562–575.

PAPP, M. 1977: Changes in phytomass and production of the herbacous layer in the Quercetum petraeae-cerris forest after selecting by foresters. Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae **23,** 179–192.

PAVLOV, V. N. 1980: Die Pflanzendecke des Westlichen Tyan-Shan. 248 pp. Verlag d. Moskauer Universität (in Russisch).

PEARS, N. V. 1967: Present tree lines on Cairngorm mountains, Scotland. J. Ecol. **55,** 815–829.

PEDROTTI, F. 1963/1965: Contributio alla conoscenza dell'idratazione e della pressione osmotica nelle specie de tre assozioni forestali delle Marche. Giorn. Bot. Ital. **70,** 398–424 und **72,** 93–113.

PERSSON, T. (ed.) 1980: Structure and function of northern coniferous forests – an ecosystem study. Ecological Bulletins Nr. **32,** 609 pp. NFR, Stockholm.

PETERSON, R., MOUNTFORT, G. und HOLLOM, P. A. D. 1959: Die Vögel Europas. 3. Aufl. P. Parey Verl. Hamburg – Berlin. 1976: 11. Aufl.

PETROV, M. P. (Hrsg.) 1955: Arbeiten der Sandwüstenstation Repetek. Bd. **III,** 358 pp. Ashkhabad (in Russisch).

PETROV, S. A. 1966/1967: Die Wüsten Zentralasiens. Bd. **I,** 274 pp. Bd. **II,** 288 pp. Nauka, Leningrad (in Russisch).

PISEK, A. 1958: Versuche zur Frostresistenz von Rinde, Winterknospen und Blüten einiger Arten von Obstgehölzen. Gartenbauwiss. **23,** 54–74.

PISEK, A. und BERGER, E. 1938: Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta **28,** 124–155.

PISEK, A. und CARTELLIERI, E. 1931: Zur Kenntnis des Wasserhaushalts der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen. Jb. wiss. Bot. **75,** 195–251.

PISEK, A. und CARTELLIERI, E. 1932: II. Schattenpflanzen. Jb. wiss. Bot. **75,** 643–678.

PISEK, A. und CARTELLIERI, E. 1933: III. Alpine Zwergsträucher. Jb. wiss. Bot. **79,** 131–190.

PISEK, A. und CARTELLIERI, E. 1939: Zur Kenntnis des Wasserhaushalts der Pflanzen. IV Bäume und Sträucher. Jb. wiss. Bot. **88,** 22–68.

PISEK, A. und SCHIESSL, R. 1946: Die Temperaturbeeinflußbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. Naturw. med. Ver. Innsbruck **47,** 33–52.

PISEK, A, und WINKLER, E. 1958: Assimilation und Respiration der Fichte in verschiedener Höhenlage und der Zirbe an der Waldgrenze. Planta **51,** 518–543.

Plant cover of Sweden 1965: Acta Phytogeographica Suecica 50, Uppsala, 1965.

POMEROY, M. K., SIMINOVITCH, D. and WIGHTMAN, F. 1970: Seasonal biochemical changes in the living bark and needles of red pine *(Pinus resinosa)* in relation to adaptation to freezing. Canad. J. Bot. **48,** 953–967.

POPOV, A. I. (ed) 1971–75: Die natürlichen Verhältnisse Westsibiriens. Lief. I–V. Verlag d. Moskauer Univ. (in Russisch).

POPOV, M. G. 1940: Die Vegetation von Kasakhstan, 215 Seiten. Moskau-Leningrad (in Russisch).

PREUTE, N. und J.: Tiere und Pflanzen. Praesentverlag H. Perters, Gütersloh.

PRUTZER, E. 1967: Die Niederschlagsverhältnisse an der Waldgrenze. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien Heft **75.**

RABOTNOV, T. A. 1984: Wiesenkunde, 319 pp. Verlag d. Moskauer Univ. (in Rissusch).

RABOTNOV, T. A. 1985: Ökologie der Wiesenpflanzen, 176 pp. Verlag der Moskauer Universität (in Russisch).

RADDE, G. 1899: Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern (ENGLER-DRUDE: Vegetation der Erde, Bd. III), 500 Seiten, Leipzig.

Rastitel'nost Evropejskoy Chasti/SSSR (Vegetation des Europäischen Teiles der USSR) 1980: 430 pp. mit 9 Karten (1 : 7 500 000). Nauka, Leningrad (in Russisch).

RAUNKIAER, C. 1910: Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. Beih. Bot. Zbl. **27** (II), 171–206.

REHDER, H. 1964: Wärmestufen, geologische Unterlage und Verbreitung einzelner Arten und Pflanzengesellschaften im Südost-Schwarzwald. Beiträge zur Phytologie. Arb. d. Landw. Hochsch. Hohenheim **30,** 125–144.

REHDER, H. 1965: Die Klimatypen der Alpenkarte im Klimadiagramm-Weltatlas (WALTER u. LIETH) und ihre Beziehungen zur Vegetation. Flora, Abt. B., **156,** 78–93.

REHDER, H. 1970: Zur Ökologie insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge. Diss. Botan. **6,** 99 pp.

REHDER, H. 1975: Phytomasse und Nährstoffverhältnisse einer alpinen Rasengesellschaft (Caricetum firmae). Verh. Gesellsch. f. Ökologie (Wien) pp. 93–99.

REHDER, H. 1976, 1976 a, 1977: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. I–IV. Oecologia (Berlin) **22,** 411–423. **23,** 49–62. **28,** 317–331.

REHDER, H. and SCHÄFER, A. 1978: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems IV. Oecologia (Berlin) **34,** 309–327.

REITTER, E. 1908–1916: Fauna Germanica, Käfer. 5 Bde. K. G. Lutz-Verlag, Stuttgart.

REMANE, A. 1960: Das soziale Leben der Tiere. Rowohlts deutsche Enzyklopädie. Rowohlt Hamburg.

REMMERT, H. 1980: Arctic animal ecology. 250 pp. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.

Resources of the Biosphere; Synthesis of the Soviet Studies for the IBP, 1 1975: Nauka, Leningrad, 288 pp. (in Russian).

ROBERTSON, K. P. and WOOLHOUSE, H. W. 1984: Studies of the seasonal course of carbon uptake of *Eriophorum vaginatum* in a moorland habit. I. Leaf production and senescence. II. The seasonal course of photosynthesis. J. of Ecol. **72,** 423–435 and 685–700.

ROBINSON, R. K. 1972: The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibiting to growth of some mycorrhizal fungi. J. Ecol. **60,** 219–224.

ROCHOW, M. 1956: Wurzeluntersuchungen an subalpinen Grasnarben. Ber. Geobot. Inst. Rübel 1955, 50–64.

RODE, A. A. 1939: Die Bildung der Podzolböden. Pochvy USSR, **1,** 157–186 (in Russisch).

RODE, A. A. (Ed.) 1974: Biogeocoenologic basis for cultivation of northern Pre-Caspian lowlands. Akad. Nauk SSSR, 360 pp. Moscow (in Russian).

RODIN, L. E. 1954: The role of plants in the formation of takyry and their complexes. Pustyni SSSR, Ikh Osvoyliye **2,** 392–413 (in Russisch).

RODIN, L. E. 1956: The impact of man on the formation of takyre. 104–108 (in Russisch). In: KOVDA, V. A. (ed.).

Rodin, L. E. 1961: Dynamics of desert vegetation as exemplified in Western Turkmenistan. ANSSR, Bot. Inst. Leningrad, 227 pp. (in Russisch).

Rodin, L. E. 1963: Desert vegetation of western Turkmenistan. 309 pp. ANSSR, Bot. Inst., Leningrad (in Russisch).

Rodin, L. E. (ed.) 1972: Internat. Symp. on ecophysiolog. foundations of ecosystem productivity in arid zones. Nauka, Leningrad (in Russisch).

Rodin, L. E. 1975: Productivity of desert communities. Resursy Biosfery, 1: 128–165 (in Russian).

Rodin, L. E. (ed.), 1977: Productivity of Vegetation in the Arid Zone of Asia: Synthesis of the Soviet Studies for the International Biological Program 1964–1974. Akad. Nauk S.S.S.R., Nauka, Leningrad, 232 pp. (in Russian).

Rodin, L. E. and Bazilevich, N. I. 1965: Dynamics of organic matter and biological turnover of ash elements and nitrogen in the main types of the world vegetation. 253 pp. Acad. of Sci. Leningrad (in Russian).

Rodin, L. E. and Sukhoverko, R. V. 1956: The higher plants and the seed supplies on the takyry. In: Kovda V. A. (Editor), The Takyry of Western Turkmenistan and the Means of Their Agricultural Utilization. Nauka, Moscow, pp. 30–37 (in Russian).

Roth, M., Funke, W., Günl, W. und Straub, S. 1981: Die Käfergesellschaften mitteleuropäischer Wälder, Verh. Ges. Ökologie **X,** 35–50. Mainz.

Rotshild, E. B. 1960: The role of trees and shrubs in the formation of the mosaic pattern of vegetation in the deserts. Bot. Zhurn., **45,** 1750–1770 (in Russian).

Rubner, K. 1953: Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 4. Aufl., Radebeul u. Berlin.

Rudolph, H. 1964 und 1965: Zur Frage der Membranochromie bei Sphagnen I. und II. Flora **155,** 250–293 (1964) und Planta (Berlin **64,** 178–185 (1965).

Runge, M. 1965: Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. Flora **155,** 353.

Runge, M. 1970: Untersuchungen zur Mineralstickstoff-Nachlieferung am Standort. Flora **159,** 233–257.

Runge, M. 1971: Investigations on the content and the production of mineral nitrogen in soils. Ecol. Studies **2,** 191–202.

Runge, M. 1973: Der biologische Energieumsatz in Land-Ökosystemen unter dem Einfluß des Menschen. in Ellenberg, H. (ed.): Ökosystemforschung, pp. 123–141, Springer/Heidelberg-New York.

Runge, M. 1974: Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. Oecol. Plant. **6,** 201–230.

Russel, R. S. 1940: Physiological and ecological studies on an arctic vegetation I–III. J. Ecol. **28,** 153–179 and 269–309.

Rychnovska, M. 1965: A contribution to the ecology of the genus *Stipa.* Preslia (Praha) **37,** 42–52.

Rychnovska-Soudkova, M. 1966: Wasserhaushalt einiger *Stipa*-Arten am natürlichen Standort. Českoslow. Akad. Věd. **76,** Nr. 6.

Rychnovska, M. 1978: Autökologische Studien der tschechoslowakischen *Stipa*-Arten. 170 pp. Akad. d. Wiss., Prag.

Rysin, L. P. (Hrsg.) 1982: Wälder des westlichen Moskau-Gebietes. 234 pp. Nauka, Moskau. (in Russisch).

Sakai, A. 1970: Freezing resistance in willows from different climates. Ecology **51,** 485–491.

Sakai, A. 1970: Mechanism of dessication damage of conifers wintering in soil frozen areas. Ecology **51,** 657–664.

Sakai, A. 1971: Freezing resistance of relicts from the arctotertiary flora. New Phytol. **70,** 1199–1205.

Sakai, A. 1973: Characteristics of winter hardiness in extremly twigs of woody plants. Plant and Cell Physiol. **14,** 1–9.

Sakai, A. and Okada, S. 1971: Freezing resistance of Conifers. Silvae Genetica **20,** 53–100.

Sakai, A., Paton, D. M. and Wardle, P. 1981: Freezing resistance of trees of the south temperate zone, especially subalpine species of Australasia. Ecology **62,** 563–570.

Schaller, F. 1962: Die Unterwelt des Tierreiches. Biologie der Bodentiere. Verständliche Wissenschaft, **78,** 126 pp. Berlin.

Scharfetter, R. 1938: Das Pflanzenleben der Ostalpen. 419 pp. Wien.

Schichtl, H. M. 1967: Die Physiognomie der potentiellen natürlichen Waldgrenze und Folgerungen für die Praxis der Aufforstung in der subalpinen Stufe. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien, Heft **75,** 55 pp.

Schmeidl, H. 1965: Oberflächentemperaturen in Hochmooren. Wetter und Leben **17,** 87–97.

Schmid, E. 1954: Beiträge zur Flora und Vegetation der Kanarischen Inseln. Ber. Geobot. Inst. Rübel f. **1953,** 28–53.

Schmid, E. 1961: Erläuterungen zur Vegetationskarte der Schweiz. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **39,** 52 Seiten, dazu Karte in 4 Blättern.

Schmid, E. 1969: Knochenfunde als archäologische Quellen durch sorgfältige Ausgrabungen. Boessneck.

Schreiber, K. F. 1977: Wärmegliederung der Schweiz auf Grund von phänologischen Geländeaufnahmen in den Jahren 1969 bis 1973 (mit 4 Karten 1 : 200 000 und einer Föhneinflußkarte 1 : 500 000). Hrsg. der Delegierte für Raumplanung (Eidg. Justiz- und Polizeidepartement) Bern.

Schroeder, F.-G. 1974: Die Waldvegetation in den Süd-Appalachen (USA). Vorträge der Tagungen d. Arbeitsgemeinschaft für Forstl. Vegetationskunde. 4. Folge 52–77. Göttingen.

Schröder, H. 1971: Insekten des Waldes in Farben. Otto Maier Verlag. Ravensburg.

SCHRÖTER, C. 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. 1288 pp. 2. Aufl., Zürich.

SCHULZE, E.-D. 1970: Der CO_2-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora, Band **159,** 177 bis 232.

SCHULZE, E.-D., FUCHS, M. and FUCHS, M. I. 1977: Special distribution of photosynthetic capacity and performance in a Mountain spruce forest in Germany. III. The significance of the evergreen habit. Oecologia (Berlin) **30,** 239–248.

SCHWARZENBACH, F. H. 1960: Die arktische Steppe in den Trockengebieten Ost- und Nordgrönlands. Ber. Geobot. Inst. Rübel für **1959,** 42–64.

SCHWERDTFEGER, F. 1978: Lehrbuch der Tierökologie. Paul Parey Verlag Hamburg u. Berlin.

SEIBERT, P. 1968: Übersichtskarte der natürlichen Vegetation von Bayern 1 : 500 000. Schriftenreihe für Vegetationskunde, Heft 3, Bad Godesburg.

SEIDENFADEN, G. and SØRENSEN, TH. 1937: The vascular plants of Northeast Greenland. Medd. om Grønland **101,** Nr. 4, 1–125.

SENSER, M. and BECK, E. 1979: Kälteresistenz der Fichte. II. Einfluß von Photoperiode und Temperatur auf die Struktur und photochemischen Reaktionen von Chloroplasten. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **92,** 243–259.

SHALYT, M. S. 1938: Die Steppenvegetation von Askania Nova. Mitt. Krimsch. Padag. Inst. **7,** 45–132. Simferopol (in Russisch).

SHALYT, M. S. 1950 und 1952: Die unterirdischen Teile einiger Wiesen-, Steppen- und Wüstenpflanzen. Arb. des Botan. Inst. d. Akad. d. Wiss. Leningrad. Serie III (Geobotanik) **6,** 442 pp. und **8,** 139 pp. (in Russisch).

SHALYT, M. S. 1960: Die ephemeren Wurzeln und ihre Bedeutung. Symposium Simferopol **1957,** 49–60. (in Russisch).

SHNITNIKOV, A. V. 1957: Veränderung der allgemeinen Befeuchtung der Kontinente auf der nördlichen Halbkugel. Schriften der Geographischen Gesellschaft der USSR. Neue Serie, Bd. 16, 337 pp. (in Russisch).

SIGAFOOS, R. S. 1964: Botanical evidence of floods and floodplain deposition. Geol. Surv. Paper 485-A, Washington.

SIMON, P. 1960: Contribution à la végétation du Delta du Danube. Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol. **3,** 307–333.

SIMON, T. 1960: Die Vegetation der Moore in den Naturschutzgebieten des nördlichen Alföld. Acta Bot. Acad. Sci. Hungar. **6,** 107–137.

SIMON, F., HORÁNSKY, A. und KOVÁCS-LÁNG 1980: Potentielle Vegetationskarte der Donaustrecke zwischen Rajka und Nagymaros. Acta Botan. Acad. Sci Hungaricae **26,** 191–200.

SIMONIS, W. 1948: CO_2-Assimilation und Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Biol. Zbl. **67,** 77–83.

SIRYGIN, I. I. 1926: Die Grassteppen des Gouvernements Pensa. Moskau (in Russisch).

SJÖRS, H. 1965: Forest regions. pp. 48–63. In: Plant cover of Sweden. Acta Phytogeogr. Suec. **50.**

SLAVIKOVA, J. 1958: Einfluß der Buche *(Fagus silvatica)* als Edifikator auf die Entwicklung der Krautschicht in Buchenphytozönosen. Preslia (Praha) **30,** 19–42.

SLAVIKOVA, J. 1965: Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. Preslia (Praha) **37,** 419–428.

SLAVIKOVA, J. 1966: Wechselbeziehungen der Wurzelsaugkraft bei einigen Komponenten der Eschenphytozönosen. Preslia (Praha) **38,** 15–22.

SLAVIKOVA, J. 1983: Ecological and vegetational differentiation of a solitary conic hill. Vegetace ČSSR, A 13, 221 pp., Praha.

SMIRIS, P. 1980: Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen von naturnahen Buchenwäldern im Voras-Gebirge (Nordgriechenland). 106 pp. mit Profilen und Tabelle. Diss. Göttingen.

SÖYRINKI, N. 1938 und 1939: Studien über die generative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo–Lapplands. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **11,** Nr. 1 und **14,** Nr. 1.

SOKOLOV, V. E. (ed.) 1983: Ecology and Biogeography in Afghanistan. The USSR Comm. for UNESCO-Progr. MAB. 208 pp. Moskau (in Russisch).

SOMSON, P. 1984: Structure des organes hypogés de quelques espèces lithophiles pyrénéennes en relation avec dynamique des pierriers. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel **51,** 78–117.

SONESSON, M. (ed.) 1980: Ecology of a subarctic mire. Ecol. Bull. No. **30,** 313 pp., Stockholm.

SØRENSEN, TH. 1941: Temperature relations and phenology of the Northeast Greenland flowering plants. Meddel. on Grønland **125,** Nr. 9.

SØRENSEN, TH. 1945: Summary of the botanical investigations in N. E. Greenland. Meddel. on Grønland **144,** Nr. 3.

STALMAKOVA, V. A. 1954: Rodents of the Kara-Kum and their economic importance. Pustyn. S.S.S.R. Ikh Osvoyeniye, **2,** 756–782 (in Russian).

STALMAKOVA, V. A. 1955: Mammals of the sand-desert natural reserve Repetek and the neighbouring Kara-Kum Desert. In: PETROV M. P. (Editors), Papers of the Sand-Desert Station Repetek. Ashkhabad, pp. 307–349 (in Russian).

STANYUKOVICH, K. V. 1949: Die Pflanzendecke des Östlichen Pamirs. 159 pp. Moskau (in Russisch).

STANYUKOVICH, K. V. 1971: Biological productivity of the main types of vegetation in the Tadzhik S.S.R. in: Biological Productivity and Mineral Cycling. Nauka, Leningrad, pp. 164–170 (in Russian).

STANYUKOVICH, K. V. 1973: Mountain Vegetation of the USSR. Akad. Nauk Tadzhik. S.S.R., Dushanbe, 310 pp. (in Russian).

STANYUKOVICH, K. V. 1973a: The mountains of USSR. 412 pp., Dushanbe (in Russian).

STANYUKOVICH, K. V. and KRIVONOGOVA-STANYUKOVICH, M. B. 1973b: Thorn-cushion species of the genus *Acantholimon* in Pamir and their geobotanical characterization and altitudinal distribution. In:

Problemy Biogeocoen. Geobot. i Geogr. Rast. Akad. Nauk S.S.S.R., Leningrad, pp. 280–287 (in Russian).

Stehlin, H. 1942: Eine interessante Phase in den Wandlungen unserer pleistozänen Säugetierfauna. Ecologiae geol. Helv. **34,** 287–291. Basel.

Steiner, M. 1935: Winterliches Bioklima und Wasserhaushalt der Pflanzen an der alpinen Baumgrenze. Bioklim. Beibl. H. **2,** 57–65.

Stepanović-Veselicić, L. 1959: Untersuchungen der osmotischen Werte einiger Pflanzenarten der Sandbodenvegetation. Bull. Mus. Hist. Natur. (Belgrad) B **14,** 157–184.

Steshenko, A. P. 1956: Formation of the semi-shrub structure in the high montains of Pamir. Tr. Akad. Nauk Tadzhik. SSR. **50,** 162 (in Russian).

Steshenko, A. P. 1973: Determination of the age of the cushionplant *Sibbaldia tetrandra* Bunge in the high mountains of Pamir. Bot. Zhurn. **58,** 1004–1011 (in Russian).

Steshenko, A. P. et al., 1969: Studies of edificators in Pamir alpine deserts. Probl. Osvoyeniye Pustyn, **1,** 32–42 (in Russian).

Stocker, O. 1933: Untersuchungen in der ungarischen Alkalisteppe. Jb. wiss. Bot. **78,** 751–856.

Stubbe, M. und Chotolchu, N. 1968: Zur Säugetierfauna der Mongolei. Mitt. Zool. Mus. Berlin **44,** 5–121.

Stubbe, M. und Dawaa, N. 1983: Akklimatisation des Zentralasiatischen Bibers – *Castor fiber birulai* Serebrennikov – In: Erforschung Biologische Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. **2,** 112 pp. Wiss. Beiträge, Univ. Halle-Wittenberg (Saale).

Stüssi, B. 1970: Vegetationsdynamik in Dauerbeobachtung: Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939–1965. Ergeb. wiss. Untersuch. im Schweiz. Nationalpark **XIII** (61), 385 pp.

Sukachev, V. N. 1972: Ausgewählte Werke. Bd. I: Die Grundlagen der Waldtypologie und Biogeozönologie. 418 Seiten, Leningrad (in Russisch).

Sukachev, W. N. und Dylis, N. W. 1964: Grundlagen der Wald-Biozönologie 575 pp. Moskau (in Russisch).

Sveshnikova, V. M. 1962: The Water Relations of Plants and Soils in the High Mountain Deserts of Pamir. Akad. Nauk Tadzhik. S.S.R., Stalinabad, 247 pp. (in Russian).

Sveshnikova, V. M. 1971: On biological productivity of some major formations in the Pamir. In: Biological Productivity and Mineral Cycling. Nauka, Leningrad, pp. 156–164 (in Russian).

Sveshnikova, V. M. 1972: On the absorption of water vapor by the above-ground parts of the Kara-Kum Desert plants. Bot. Zhurn. **57,** 880–888 (in Russian).

Sveshnikova, V. M. 1973: Water regimes of plants under the extreme conditions of high-mountain deserts of Pamir. In: UNESCO, Proc. Uppsala Symp. 1970, pp. 555–561.

Sveshnikova, V. M. 1975: The water regime of desert plants in Middle Asia. Ekologiya, **4,** 35–42 (in Russian; English translation in Sov. J. Ecol.).

Sveshnikova, V. M., Bobrovskaya, N. I. and Tsend, S. H. 1976: Hydroregime of plants in southern part of Mongolia. Bot. Zhurn. **61,** 106–111. (in Russisch).

Tansley, A. G. 1953: The British Islands and their Vegetation. 3. Aufl., 2 Bde., Cambridge Univ. Press.

Tapponnier, P. 1985: Kollision der Kontinente. GEO, H. **8,** 46–68.

Thiele, H. U. 1977: Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Springer (Berlin).

Thren, R. 1934: Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Wertes verschiedener Ökotypen. Z. f. Bot. **26,** 449–526.

Tikhomirov, B. A. 1959: Die gegenseitigen Beziehungen zwischen der Tierwelt und der Pflanzendecke der Tundra. Moskau-Leningrad. 104 pp. (in Russisch).

Tikhomirov, B. A. 1962: Die Waldlosigkeit der Tundra, ihre Ursachen und die Möglichkeit zu ihrer Überwindung. – Moskau-Leningrad. 89 pp. (in Russisch).

Tikhomirov, B. A. 1963: Skizzen zur Biologie der arktischen Pflanzen. – Moskau-Leningrad (in Russisch).

Till, O. 1956: Über die Frosthärte von Pflanzen sommergrüner Laubwälder. Flora **143,** 499–642.

Tischler, W. 1955: Synökologie der Landtiere. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

Tischler, W. 1984: Einführung in die Ökologie, 3. Aufl. G. Fischer Verlag Stuttgart.

Tishkov, A. A. 1979: Natural and anthropogenic dynamik of Valdai spruce forests. pp. 30–69. In: Isakov, Ju. A. and Bazilevich, N. I. (eds.): Organization of spruce ecosystems in Southern Taiga (in Russisch).

Tollner, H. 1969: Klima, Witterung und Wetter in der Großglocknergruppe. Wissensch. Alpenvereinshefte **21,** 181–200.

Tranquillini, W. 1957: Standortsklima, Wasserbilanz und CO_2-Gaswechsel junger Zirben *(Pinus cembra L.)* an der alpinen Waldgrenze. Planta **49,** 612–661.

Tranquillini, W. 1959: Die Stoffproduktion der Zirbe *(Pinus cembra L.)* an der Waldgrenze während eines Jahres. I. u. II. Planta **54,** 107–151.

Tranquillini, W. 1963: Beitrag zur Kausalanalyse des Wettbewerbs ökologisch verschiedener Holzarten. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **75,** 353–364.

Tranquillini, W. 1963 a: Die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation junger Lärchen, Fichten und Zirben von der Luft- und Bodenfeuchte. Planta (Berlin) **60,** 70–94.

Tranquillini, W. 1964: The physiology of plants on

high altitudes. Ann. Rev. of Plant Physiol. **15,** 345–362.

TRANQUILLINI, W. 1964 a: Photosynthesis and dry matter production of trees at high altitudes. Formation of wood. For. Trees, Acad. Press, New York.

TRANQUILLINI, W. 1974: Der Einfluß von Seehöhe und Länge der Vegetationszeit auf das cuticuläre Transpirationsvermögen von Fichtensämlingen im Winter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **87,** 175–184.

TRANQUILLINI, W. 1976: Water relations and alpine timberline. In: Ecol. Studies, **19,** 473–491, Springer Verlag, Berlin.

TRANQUILLINI, W. 1979: Physiological ecology of the alpine timberline. Ecol. Stud. **31,** Springer Verlag, Berlin.

TRANQUILLINI, W. 1979 a: Über die Frostgefährdung von Fichten in verschiedenen Höhenlagen. Wiss. Mitt. Meteorol. Instit. Univ. München, **35,** 51–57.

TRANQUILLINI, W. 1980: Winter desiccation as the cause for alpine timberline. NZFS FRI Technical Paper No. **70,** 263–267.

TRANQUILLINI, W., LECHNER, F., OBERARZBACHER, P., UNTERHOLZNER, L und HOLZER, K. 1980: Über das Höhenwachstum von Fichtenklonen in verschiedener Seehöhe. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanstalt, Heft **129,** 7–25.

TRANQUILLINI, W. und PLATTER, W. 1983: Der winterliche Wasserhaushalt der Lärche *(Larix decidua mill)* an der alpinen Waldgrenze. – Verh. Ges. f. Ökol. **11,** 433–443.

TROLL, C. 1973: The upper timberlines in different climate zones. Arctic and Alpine Research **5,** A 3–A 18.

TUMANOV, I. I. 1979: Physiologische Abhärtung und die Frostresistenz der Pflanzen. 350 pp. Nauka Moskva (in Russisch).

TURNER, H. 1958: Über das Licht- und Strahlungsklima einer Hanglage der Ötztaler Alpen bei Obergurgl und seine Auswirkungen auf das Mikroklima und auf die Vegetation. – Arch. f. Meteor., Geophys. u. Bioklim., Ser. B **8,** 273–325.

TURNER, H. 1959: Maximaltemperaturen oberflächlicher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. Wetter und Leben **10,** 1–11.

TURNER, H. 1966: Die globale Hangbestrahlung als Standortsfaktor bei Aufforstungen in der subalpinen Stufe. Mitt. Schweizer Anst. Forstl. Versuchswesen **42,** H. 3.

UNGER, F. 1836: Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols. Wien.

ULMER, W. 1937: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe. Jb. wiss. Bott. **84,** 553–592.

VAN DEN BRINK, F. H. 1957: Die Säugetiere Europas. Parey/Hamburg-Berlin; 1975: 3. Aufl.

VASILYEV, I. M. 1931: Über den Wasserhaushalt von Pflanzen in der südostlichen Karakum. Planta (Berlin), **14,** 225–309.

VASILYEV, V. N. 1956: Die Vegetation des Anadyrgebietes. Akad. Wiss., 216 Seiten mit Vegetationskarten, Moskau-Leningrad.

Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programms 1978: Projekt «Hohe Tauern». Bd. 2. (Weitere Bände werden laufend veröffentlicht. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck).

VEZINA, P. E. und GRANDTNER, M. M. 1965: Phenological observations of spring geophytes in Quebec. Ecol. **46,** 869–872.

VIPPER, P. B. 1953: Die Wälder des südlichen Khentai. 55 Seiten, Arb. Mongol. Komm., Lief. 54, Moskau.

VOLK, O. H. 1931: Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene. Z. f. Bot. **24,** 81–185.

VOLK, O. H. 1940: Soziologische und ökologische Untersuchungen an der Auenvegetation im Churer Rheintal. Jahr. ber. Naturw. Ges. Graubünden **76,** 1–51.

VOZNESENSKI, V. L. 1971: Die Photosynthese der Wüstenpflanzen (südöstliche Karakum). 256 pp. Nauka, Leningrad (in Russisch).

VOZNESENSKIY, V. L. 1975: Photosynthesis and respiration. In: Resources of the Biosphere: Synthesis of the Soviet Studies for the IBP, 1. Nauka, Leningrad, pp. 148–152.

VYSOTZKI, G. N. 1904: Über die Beziehungen zwischen dem Wald und den Wasserverhältnissen in den südrussischen Steppen (in Russisch).

VYSOTZKI, G. N. 1905: Die Steppen des Europäischen Rußlands. Enzykl. d. Russ. landw., Bd. 9, Devrien, St. Petersburg (in Russisch).

VYKHODTZEV, I. V. 1956: Die Höhenstufen der Vegetation in Kirgisien (Tyanshan und Altai). 84 Seiten, Akad. Wiss. USSR, Moskau (in Russisch).

WAGER, H. G. 1938: Growth and survival of plants in the Arctic. J. Ecol. **26,** 390–410.

WAGNER, H. 1970: Zur Abgrenzung der subalpinen gegen die alpine Stufe. Mitt. Ostalp.-Din. Ges. Vegetationskunde **11,** 225–234.

WALTER, H. 1927: Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands, 458 pp., Jena.

WALTER, H. 1928: Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raum in verschiedenen Pflanzengesellschaften. Jb. wiss. Bot. **68,** 233–288.

WALTER, H. 1929: Die Winterschäden an unseren immergrünen Pflanzen, während der Kälteperiode Januar-März 1929 und ihre Ursache. Die Naturwissenschaften **17,** 854–859.

WALTER, H. 1931: Die Hydratur der Pflanze. 174 pp. Jena.

WALTER, H. 1943 a: Die Vegetation Osteuropas unter Berücksichtigung von Klima, Boden und wirtschaftlicher Nutzung. 2. Aufl., 180 pp. Paul Parey. Berlin.

WALTER, H. 1943 b: Die Krim. 104 pp. Berlin.

WALTER, H. 1954: Einführung in die Phytologie III/2: Arealkunde (floristisch-historische Geobotanik). 1. Aufl. 245 pp. Stuttgart.

WALTER, H. 1960: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Einf. in die Phytologie III/1, I. Teil: Standortslehre. Ulmer, Stuttgart. 566 pp.

WALTER, H. 1962: Grundlagen des Pflanzenlebens (Einf. in die Phytologie Bd. 1), 4. Aufl. Stuttgart.

WALTER, H. 1968: Die Vegetation der Erde, II. Die gemäßigten und arktischen Zonen. 1001 pp., Jena-Stuttgart.

WALTER, H. 1971/72: Ökologische Verhältnisse in der Intermontanen Region des westlichen Nordamerikas. Verh. Zool.-Bot. Ges. in Wien **110/111**, 111–123.

WALTER, H. 1972: Der Wasserhaushalt der Pflanzen in kausaler und kybernetischer Betrachtung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **85**, 301–313.

WALTER, H. 1974: Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume, Band VII. 452 pp. Stuttgart.

WALTER, H. 1975a: Betrachtungen zur Höhenstufenfolge im Mediterrangebiet (insbesondere in Griechenland in Verbindung mit dem Wettbewerbsfaktor). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich **55**, 72–83.

WALTER, H. 1975b: Über ökologische Beziehungen zwischen Steppenpflanzen und alpinen Elementen. Flora **164**, 339–346.

WALTER, H. 1977: The oligotrophic peatland of Western Siberia – the largest peino-helobium in the world. Vegetatio **34**, 167–178.

WALTER, H. 1985: Bekenntnisse eines Ökologen. Erlebtes in acht Jahrzehnten und auf Forschungsreisen in allen Erdteilen. 4. Aufl. 353 pp., Stuttgart.

WALTER, H. 1986: Allgemeine Geobotanik (UTB · 284), 3. Aufl., Stuttgart.

WALTER, H. und ALEKHIN, W. W. 1936: Grundlagen der Pflanzengeographie (in Russisch).

WALTER, H. and BOX, E. O.: Overview of Eurasien continental deserts and semideserts, pp. 3–269, 1983. In: Vol. V of: Ecosystems of the World. Amsterdam.

WALTER, H. und STADELMANN, E. 1974: A new approach to the water relations of desert plants. Desert Biology, Vol. II, p. 213–310. New York.

WALTER, H. und STRAKA, H. 1970: Arealkunde, Floristisch-historische Geobotanik, 2. Aufl. 478 Seiten, Stuttgart.

WARTENBERG, K. 1982: Reindeer forage plants in the early grazing season. Acta Phytogeogr. Suecica **70**, 76 pp.

WATT, A. S. 1947: Pattern and process in plant community. J. Ecol. **35**, 1–22.

WEIDEMANN, G. 1972: Stellung epigäischer Raubarthropoden im Ökosystem Buchenwald. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **65**, 106–116.

WEIDEMANN, G. 1977: Struktur der Zoozönose im Buchenwald-Ökosystem des Solling. Verh. Ges. Ökol. **5**, 59–74, Den Haag.

WEIDEMANN, G. 1978: Über die Bedeutung von Insekten im Ökosystem Laubwald, Mitt. dtsch. Ges. all. angew. Ent. **1**, 196–204.

WENDELBERGER-ZELINKA, E.: Die Vegetation der Donau-Auen bei Wallsee. Wels 1952.

WIELGOLASKI, E. (ed.) 1975: Fennoscandian tundra ecosystem. Part 1, 366 pp. Part 2, 337 pp. Ecol. Studies Vol. **16** und **17**.

WIESNER, J. 1907: Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig.

WILLIAMS, W. 1939: Bodenkunde. Moskau. (russ.).

WULFF, E. 1926: Vegetationsbilder aus der Krim. Vegetationsbilder, 17. Reihe, Heft 1, Jena.

YOSHIDA, S. and SAKAI, A. 1973: Phospholipid changes associated with the cold hardiness of cortical cells from poplar stem. Plant and Cell Physiol. **14**, 353–359.

YUNATOV, A. A. 1950: Die Grundzüge der Pflanzendecke der Mongolischen Volksrepublik. Arb. der Mong. Kommission Nr. 39, Moskau-Leningrad, 223 Seiten (in Russisch).

ZALENSKI, V. 1904: In: Abh. Techn. Hochschule Kiew **4**, Teil 1,1 (in Russisch).

ZALENSKI, O. V. 1963: Maximum photosynthetic intensity of Pamir plants and others. Tr. Pamir. Biol. Stantsii, 1 (Dushanbe) (in Russian).

ZALENKSI, O. V., 1973: Peculiarities of the photosynthesis of desert plants. Tezisy Delegatsk. S'ezda Vses. Bot. Obshch., pp. 105–107 (in Russian).

ZALENSKI, O. V. und STESCHENKO, A. P. 1957: Über die biologischen Eigentümlichkeiten der Hauptarten der Pflanzendecke des Pamir-Hochgebirges. Tagung Bot. Ges. **7**, 9–12, Leningrad, Mai 1957 (in Russisch).

ZALETAYEV, V. S. 1976: Life in Deserts (Geographical-Biocoenological and Ecological Problems). Mysl, Moscow, 271 pp. (in Russian).

ZAPRYGAYEVA, V. I. 1964: The wild fruit-tree species of Tadzhikistan. Akad. Nauk. Bot. Inst. 695 pp. Nauka, Moscow-Leningrad (in Russian).

ZARZYCKI, K. 1968: Experimental investigation of competition between forest herbs. Acta Soc. Bot. Poloniae **27**, 393–411. (polnisch, engl. Summary).

ZEVEGMID, D., STUBBE, M. und DAWAA, N. 1974: Das neue mongolische Jagdgesetz vom 6. Januar 1972, die Naturschutzgebiete und Wirbeltierarten der MVR. Arch. Natursch. u. Landschaftsforsch. **14**, 3–36.

ZLOTIN, R. I. 1971: Production and phytomass distribution in the syrts of the Tyen Shan, pp. 145–150. In: Biolog. Product. and Mineral Cycling. Leningrad (in Russian).

ZÖTTL, H. 1960a: Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstoffnachlieferung des Waldbodens. Forstw. Cbl. **79**, 72 ff.

ZÖTTL, H. 1960b: Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. Beziehungen zwischen Brutto- und Nettomineralisation. Plant and Soil **13**, 166–182.

ZÖTTL, H. 1960c: Die Mineralstickstoffanlieferung in Fichten- und Kiefernbeständen Bayerns. Forstw. Cbl. **79**, 221–236.

ZUPANČIČ, M. 1980: Die Fichtenwälder der Frostlagen im dinarischen Gebiet Sloweniens. Acad. Sci. et Artum Slovenica, Classis IV. Opera **24** (7), 262 pp. (slowenisch mit deutscher Zusammenfassung).

Sachregister

B

F

G

H

L

M

N

O

P

Q

R

T

U

V

W

X

Y

Z

Bestellkarte

Ich bestelle aus dem Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, über die Buchhandlung:

....

30313 .... Expl. Beadle, Vegetation of Australia, DM 220,–
30085 .... Expl. Hueck, Wälder Südamerikas, DM 158,–
30333 .... Expl. –, Vegetationskarte von Südamerika, DM 48,–
30131 .... Expl. Knapp, Vegetation von Afrika, DM 286,–
30084 .... Expl. –, Vegetation von Nord- und Mittelamerika, DM 138,–
20308 .... Expl. Schaefer, Ökologie, 2. A., DM 26,80 (UTB 430)
20328 .... Expl. Schubert, Lehrb. d. Ökologie, DM 78,–
20362 .... Expl. Stugren, Allgem. Ökologie, 4. A., DM 58,–
30476 .... Expl. Walter, Bekenntnisse, 4. A., DM 19,–
30234 .... Expl. –, Ökolog. Systeme, DM 39,–
20133 .... Expl. –, Vegetation Osteuropas, DM 168,–
30194 .... Expl. –, Klimadiagramm-Karten, DM 98,–

Preisänderungen vorbehalten

Datum: .... Unterschrift: ....

Zur Information über Neuerscheinungen und Neuauflagen des GUSTAV FISCHER VERLAGS auf Ihrem Fachgebiet schicken wir Ihnen auf Wunsch laufend kostenlos Informationen zu. Interessengebiete bitte ankreuzen und Karte ausgefüllt zurückschicken.

Medizin

- ☐ Anatomie, Embryologie
- ☐ Pathologie
- ☐ Physiologie
- ☐ Med. Mikrobiologie, Hygiene
- ☐ Pharmakologie Toxikologie
- ☐ Pharmazie
- ☐ Labormedizin
- ☐ Innere Medizin, Allgemeinmedizin
- ☐ Anästhesie, Intensivmedizin
- ☐ Chirurgie, Orthopädie, Urologie, Röntgenologie, Sonographie, NMR, diagnostische Nuklearmedizin
- ☐ Gynäkologie, Geburtshilfe, Perinatologie
- ☐ Pädiatrie, Perinatologie
- ☐ Ophthalmologen
- ☐ Oto-Rhino-Laryngologie
- ☐ Dermatologie, Venerologie
- ☐ Zahnheilkunde
- ☐ Neurologie
- ☐ Psychiatrie, Psychotherapie
- ☐ Psychologie
- ☐ Musiktherapie
- ☐ Medizinalfachberufe, Physikal. Medizin, Krankenpflege, Krankengymnastik, Massagen, MTA
- ☐ Rechtsmedizin, Arbeits- u. Sozialmedizin, Begutachtung
- ☐ Gesch. der Medizin u. Naturwissenschaften

Biologie

- ☐ Veterinärmedizin
- ☐ Umwelthygiene
- ☐ Botanik (incl. Ökologie, Allg. Biologie, Biogeographie)
- ☐ Zoologie (incl. Ökologie, Allg. Biologie, Mikrobiologie, Biogeographie)
- ☐ Anthropologie, Ethnologie, Evolution, Paläontologie
- ☐ **Statistik, Biometrie, Datenverarbeitung**
- ☐ **Wirtschafts- und Sozialwissenschaften**

Absender:

....

....

....

☐ Teilverzeichnis Biologie/Medizin
(kostenlos)

Walter, Ökologie d. Erde. Bd. 3
VI. 86. 3,3. nn. Printed in Germany

Bitte
ausreichend
frankieren

Werbeantwort/Postkarte

Gustav Fischer Verlag
Postfach 72 01 43

D-7000 Stuttgart 70

Absender:

....

....

....

☐ Teilverzeichnis Biologie/Medizin
(kostenlos)

Walter, Ökologie d. Erde. Bd. 3
VI. 86. 3,3. nn. Printed in Germany

Bitte
ausreichend
frankieren

Werbeantwort/Postkarte

Gustav Fischer Verlag
Postfach 72 01 43

D-7000 Stuttgart 70



70°
60°
50°
40°
30°
20°
10°
0°
IX
VIII oc
VI-VIII
VIII-VII
VI-IV
V-IV
VII a
IV
IV-III
VII
VII-VI
VIII-IX
VIII
VIII-VI
VI
V-VI
VII-V
V
V-II
II-V
V-III
II-III
III
II
II-I
I
I-II
II (tI)
III-IV
IV-V
II-VII
III-VIIa
V-VII
VI
VIIa
VIIa-IX
VI-IX
IX oc
I-V
V-I



IX
IX-VIII
VII-VIII
co
IX
IX-VIII
oc
VIII-VI
VII-VI
VIII-VII
VII
VIIa
VIII
VI-VII
VI-IV
V
VII-IV
VII (r III)
VII (t IX)
VIII-VI
VII-VI
VI-VIII
VI
V-VI
IV
IV-VII
VII-IV
V-II
II-V
II-I
II-III
III
II
I
I-II
II-III
III (t I)
I-III
I-II
II (t I)
II-III
III-II
III-IV
III-IV
IV-V
V
II-V
II-I
I-II
V-VI
VI VII
50°
40°
30°
20°
60°
70°

In den Bänden 3 und 4 der »Ökologie der Erde« werden die gemäßigten und arktischen Zonobiome ausführlich als Teile der Geo-Biosphäre behandelt.
Der jetzt vorliegende Band 3 stellt zunächst den eurasiatischen Teil als eine besonders große zusammenhängende Landmasse dar, wobei vor allem die umfangreiche russische Literatur mit ausgewertet werden konnte, die bisher im Westen kaum bekannt ist. Dieses riesige geographische Gebiet (1/6 der Landmasse der Erde) wurde erst in den letzten Jahrzehnten planmäßig ökologisch untersucht und kartographisch erfaßt; namentlich in Nordasien handelt es sich um eine von Menschen noch kaum veränderte Region. Die einzelnen Teile berücksichtigen den ozeanisch geprägten Laubwald, den kontinentalen Nadelwald bis hin zum extrem kontinentalen Gebiet, die jeweiligen Übergänge zur Steppe und Halbwüste, die verschiedenen Wüsten mit kalter Jahreszeit, einschließlich der Kaltwüste, sowie das arktische Gebiet jenseits der polaren Waldgrenze.

UTB
GROSSE
REIHE

Biologie

ISBN 3-437-20310-X